ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

Sciences de la Terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE, T. 18, 1996 (1)

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

—

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Rédacteur en chef : Hervé LELIÈVRE

Secrétariat de rédaction : Florence KERDONCUFF, Hélène BERTINI et Marion de PLAS

S'adresser

pour les échanges :

au Service des périodiques et des échanges de la Bibliothèque Centrale

du Muséum national d'Histoire naturelle

38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

Tél. : [33] (1) 40 79 36 41

pour les abonnements et achats au numéro :

aux Éditions Scientifiques du Muséum, Paris - Diffusion

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Tél.: [33] (1) 40 79 37 00

Fax : [33] (1) 40 79 38 40

pour l'envoi de manuscrits :

aux Éditions Scientifiques du Muséum, Paris - Rédaction du Bulletin

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Tél.: [33] (1) 40 79 34 38

Fax : [33] (1) 40 79 38 58

e-mail: bulletin@mnhn.fr

Abonnements pour l'année 1996 (prix HT) :

Abonnement général : 1800 FF

Section A : zoologie, biologie et écologie animales : 800 FF

Section B : botanique *Adansonia* : 500 FF

Section C : sciences de la Terre, paléontologie, géologie et minéralogie : 600 FF.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presses : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE, Paris
4e sér., **18**, 1996, n° 1, section C, (Sciences de la Terre : Paléontologie, Minéralogie, Géologie)

SOMMAIRE

Monette VÉRAN. — Le labial des poissons actinoptérygiens fossiles et actuels 1

Anwar JANOO. — On a hitherto undescribed Dodo cranium, *Raphus cucullatus* L. (Aves, Columbiformes), with a brief taxonomical overview of this extinct flightless Mascarene Island bird 57

Pierre-Antoine SAINT-ANDRÉ. — Deux nouveaux Edentés (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirense* nov. gen. et nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) et *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) du Huayquérien (Miocène supérieur) de l'Altiplano bolivien 79

Louis de BONIS & Geneviève BOUVRAIN. — Suidæ du Miocène supérieur de Grèce ... 107

Wei DONG. — Les Cervidæ (Artiodactyla) rusciniens (Pliocène) du Languedoc et du Roussillon (France) 133

Hubert GUERIN & Elena Adriana PERSEIL. — Minéralisations manganésifères des formations rhyolithiques du Siroua (Maroc) et des monts Dore (Massif central français) 165

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 1-55

Le labial des poissons actinoptérygiens fossiles et actuels

par Monette VÉRAN

Résumé. — Les paléoniscoïdes du Trias inférieur du Spitsberg (*Boreosomus reuterskioldi*, *Acrorhabdus* sp., *Saurichthys* sp.) et du Lias de France (*Ptycholepis bollensis*) m'ont permis de découvrir dans la région buccale un osselet pair, l'os labial ou labial, inconnu jusqu'alors chez les actinoptérygiens et les autres poissons ostéichthyens. L'étude détaillée de cet élément et de ses rapports avec les fosses adductrices des mâchoires révèle deux points anatomiques importants : 1) il s'articule latéralement sur un os dermique (généralement appelé « ectoptérygoïde » mais qui doit être interprété comme le ptérygoïde) dont l'existence n'était attestée que sur la face mésiale du palatocarré ; 2) la mandibule présente une apophyse coronoïde formée par le sus-angulaire. Enfermé dans la fosse palatomaxillaire qui contenait le muscle adducteur de la mandibule, le labial jouait le rôle d'une poulie de renvoi pour certaines fibres réfléchies de ce muscle. Mobile, il renvoyait la force musculaire sur la mandibule avec un bon rendement en minimisant les frottements. Il représente sans doute une ossification d'origine tendineuse comparable aux os sésamoïdes des mammifères. Un autre élément, le parahyoïde (urohyal), déjà connu comme étant une ossification de tendon, est décrit pour la première fois chez les paléoniscoïdes. L'os labial serait homologue du cartilage labial, non fonctionnel, présent actuellement chez les cladistiens (= brachiopterygiens). Il a également dû dégénérer chez les autres actinoptérygiens actuels : 1) il est sans doute vestigial chez les polyodontidés ; 2) il est peut-être incorporé à l'apophyse coronoïde de la mandibule chez les « holostéens » ; 3) il a disparu chez les téléostéens.

Mots-clés. — Actinopterygii, anatomie, os labial, cartilage labial, palatocarré, muscle des mâchoires.

The labial of fossil and present-day actinopterygians fishes

Abstract. — The study of palaeoniscoids from Lower Triassic layer of Spitsbergen (*Boreosomus reuterskioldi*, *Acrorhabdus* sp., *Saurichthys* sp.) and from Liassic beds of France (*Ptycholepis bollensis*) led me to discover in their buccal region a paired ossicle, the labial bone or labial, unknown to date among actinopterygians and other osteichthyan fishes. A detailed analysis of that element and of its relationships with the jaws adductor fossae reveals two important anatomical features: 1) it articulates laterally on a dermal bone (generally called "ectopterygoid", but to be interpreted as the pterygoid), the existence of which had been evidenced only on mesial side of the palatoquadratum; 2) the lower jaw displays a coronoid process formed by a surangular. Enclosed in the palatomaxillary fossa, which contained the adductor muscle of the lower jaw, the labial bone acted as a block for the reflected fibres of that muscle. Being mobile, it transmitted muscular strength to the lower jaw with a good efficiency by diminishing the friction. This ossification is probably sinewy in origin, and thus can be compared to the sesamoid bones of mammals. Another element, the parahyoid, already known as a sinewy ossification, is described for the first time in the paleoniscoids. The labial bone is certainly homologous of the non functional labial cartilage of present-day cladistia (brachiopterygii). Likewise it has degenerated in other recent actinopterygians: 1) it is vestigial in polyodontidae; 2) it is possibly incorporated in the coronoid apophyse of the lower jaw in "holosteans"; 3) it has disappered in teleosteans.

Key-words. — Actinopterygii, anatomy, labial bone, labial cartilage, palatoquadratum, jaw musculature.

Monette VÉRAN, *Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Chez un paléoniscoïde, *Boreosomus reuterskioldi*, du Trias inférieur du Spitsberg, j'ai découvert (VÉRAN 1988a) un osselet, l'os labial, qui jouait vraisemblablement le rôle d'une poulie de renvoi pour les fibres réfléchies du muscle adducteur de la mandibule. Un tel élément, inconnu chez les actinoptérygiens et les autres poissons ostéichthyens, est sans doute homologue du cartilage labial, non fonctionnel, des cladistiens ou brachioptérygiens; d'où le terme «labial» employé pour le nommer.

Par la suite, j'ai mis en évidence cet élément chez d'autres actinoptérygiens primitifs de même provenance, ainsi que chez *Ptycholepis bollensis* du Lias de France.

Ces nouvelles données permettent d'une part, de préciser l'anatomie du labial et des fosses adductrices des mâchoires, d'autre part de reconstituer ses rapports avec la musculature adductrice de la mandibule et de mieux comprendre quel pouvait être son rôle. Une hypothèse sur son origine sera alors proposée. Son devenir chez les actinoptérygiens actuels sera ensuite discutée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens qui ont livré le plus d'informations pour cette étude proviennent essentiellement du Trias inférieur du Spitsberg. Ils ont été récoltés, lors de la mission CNRS de 1969, par l'équipe du professeur LEHMAN et sont conservés au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Les autres spécimens appartiennent au Natural History Museum de Londres (BM), au Manchester Museum (MM), au Mineralogisk Museum de Copenhague (MMK), au Naturhistoriska Riksmuseet de Stockholm (NRS), au Paleontologiska Museet de l'Université d'Uppsala (PMUU), à la collection paléontologique du centre de technologie pétrolière : Yacimentos Petroliferos Fiscales Bolivianos, Santa-Cruz (YPFB Pal).

Acrorhabdus sp., Trias inférieur du Spitsberg, MNHN : SVT 6a, PMUU : P.1009.

Boreosomus gillioti, Trias inférieur de Madagascar, MNHN : MAE 68a.

Boreosomus reuterskioldi, Trias inférieur du Spitsberg, MNHN : SVT 13b, 14b, 15b; BM P 56592 ; PMUU : P? (non catalogué).

Cheirolepis canadensis, Dévonien moyen du Canada, baie de Scaumenac, NRS : P 2991a.

Coccocephalus wildi, Westphalien supérieur d'Angleterre, MM : holotype n° 12451.

Polypteru sp., actuel, MNHN (Laboratoire d'Anatomie comparée) : sujet S3-M5-C.160.

«*Pteronisculus*» *gyrolepidoides*, Trias inférieur du Spitsberg, MNHN : SVT 34.

Pteronisculus magna, Trias inférieur du Groenland, MMK : 777A et MMK : GGU.26805.

Pteronisculus sp., Trias inférieur du Groenland, NRS : P 7593.

Ptycholepis bollensis, Lias de Sainte-Colombe (France), MNHN : STC 26, 28, 41, 124.

«*Pygopterus*» *degeeri*, Trias inférieur du Spitsberg, MNHN : SVT 30b.

Saurichthys sp., Trias inférieur du Spitsberg, MNHN : SVT 20, 21.

Vertébré indéterminé du Dévonien moyen de Bolivie; moulage en élastomère du spécimen YPFB Pal. 6607.

Le matériel appartenant au Laboratoire de Paléontologie du Muséum (Paris), a été dégagé manuellement par mes soins sous la loupe binoculaire, au petit marteau-piqueur et à l'aiguille montée. Le spécimen de *Pteronisculus* sp. a été préparé à l'acide au Riksmuseet de Stockholm.

Du fait de leur petitesse, certaines structures ont été étudiées sur des clichés effectués au microscope électronique à balayage (MEB) par S. LAROCHE-COLLET sur un appareil Jeol 25SIII au Laboratoire de Paléontologie du Muséum (Paris).

ABRÉVIATIONS

Ang	angulaire ;
ap.cor	apophyse coronoïde ;
ap.lg.a	apophyse ligamentaire antérieure ;
ap.lg.p	apophyse ligamentaire postérieure ;
ap.sang	apophyse susangulaire ;
art.La.Pt	surface d'articulation du labial pour le ptérygoïde ;
art.Pt.La	surface d'articulation du ptérygoïde pour le labial ;
Aup	autopalatin ou région autopalatine du palatocarré ;
ba	base du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire du ptérygoïde ;
Bbr	basibranchial ;
bo	bourrelet du ptérygoïde ;
ca	cavité ;
ca.lg	cavité ligamentaire ;
cd.Qu.Mk	condyle(s) du carré pour l'articulation de l'os de Meckel ;
cn.VIIpal	canal livrant passage à la branche palatine du nerf facial ;
cr.ad	crête adductrice ;
cr.mx	crête maxillaire de la région autopalatine et/ou du ptérygoïde ;
Dmpa	dermopalatin ;
Dmpt	dermométaptérygoïde ;
dp.lg	dépression ligamentaire ;
Dspl	dentalosplénial ;
éch.Pq	échancrure ventrale du palatocarré ;
Ecpt	ectoptérygoïde ;
Enpt	entoptérygoïde ;
Eph	épihyal ;
exp.ot	expansion otique du palatocarré ;
fa.lat	face latérale ;
fa.mes	face mésiale ;
f.po.ad	fibres postorbitaires du muscle adducteur de la mandibule ;
f.po.ad.a	fibres postorbitaires antérieures du muscle adducteur de la mandibule ;
f.po.ad.p	fibres postorbitaires postérieures du muscle adducteur de la mandibule ;
f.so.ad	fibres sous-orbitaires du muscle adducteur de la mandibule ;
f.so.ad.d	fibres sous-orbitaires dorsales du muscle adducteur de la mandibule ;
f.so.ad.v	fibres sous-orbitaires ventrale du muscle adducteur de la mandibule ;
fo.ad	fosse musculaire adductrice ;
fo.ad.md	fosse musculaire adductrice de la mandibule ;
fo.ad.pqmx	fosse musculaire adductrice palatomaxillaire ;
frg.Pq.	fragment du palatocarré ;
ft.Mk.Qu	fossette(s) de l'os de Meckel sur laquelle (lesquelles) s'articule(nt) le carré ;
gt.ad	gouttière adductrice ;
gt.fo.ad	gouttière de la fosse musculaire adductrice de la mandibule ;
Hhy	hypohyal ;
Hy	hyomandibulaire ;
Ihy	interhyal ;
La	labial, os labial ou cartilage labial ;
lg.a	ligament antérieur ;
lg.p	ligament postérieur ;

li.art	limite de la surface d'articulation ptérygoïde/labial ;
li.Pq.Pt	limite palatocarré/ptérygoïde ;
md	mandibule ;
Mk	cartilage ou os de Meckel ;
Mpt	métaptérygoïde ou région métaptérygoïdienne du palatocarré ;
Mx	maxillaire ;
Nchy	néocératohyal ;
nd.os.La	nodule osseux faisant sans doute partie du labial ;
Op	opercule ;
o.VIIpal.p	orifice de sortie du rameau palatin postérieur du nerf facial ;
ov.ad.d	ouverture adductrice dorsale ;
ov.ad.md	ouverture adductrice de la mandibule ;
ov.ad.pqmx	ouverture adductrice palatomaxillaire ;
Phy	parahyoïde ;
Pop	préopercule ;
Pq	palatocarré ;
pr.b	processus basal ;
pr.la	processus labial du ptérygoïde ;
pr.lg	processus ligamentaire de l'os de Meckel ;
pr.Mk	processus postérieur de l'os de Meckel ;
pr.Pt	processus latéral du ptérygoïde ;
Pt	ptérygoïde ;
Qu	carré ou région carrée du palatocarré ;
rb.Mk	rebord dorsolatéral de l'os de Meckel ;
rb.pop	rebord préoperculaire du palatocarré ;
Rbr	rayon branchiostège ;
rd	ride du maxillaire ;
rd.VIIpal.a	ride correspondant au canal de la branche palatine antérieure du nerf facial ;
rd.VIIpal.p	ride correspondant au canal de la branche palatine postérieure du nerf facial ;
s.ad	sillon adducteur ;
Sang	susangulaire ;
Sop	sous-opercule ;
Sy	symplectique ;
td	tendon ;
trch	trochlée de l'os de Meckel ;
ts.cj	tissu conjonctif.

MORPHOLOGIE DU LABIAL DES PALÉONISCOÏDES

L'os labial ou labial est situé dans la fosse adductrice palatomaxillaire qui, du vivant de l'animal, contenait une grande partie du muscle adducteur de la mandibule. C'est pourquoi son étude implique aussi celle des fosses adductrices des mâchoires. La fosse adductrice palatomaxillaire est limitée mésialement et postéro-dorsalement par le palatocarré et ses os dermiques, latéralement par le maxillaire et le préopercule (Fig. 11A). Dans sa région postérieure, elle présente ventralement une ouverture (ov.ad.pqmx ; Fig. 11B) laissant passer le muscle adducteur qui allait s'insérer dans la fosse adductrice de la mandibule.

DESCRIPTION

Boreosomus reuterskioldi Stensiö du Trias inférieur du Spitsberg

Labial (La). Cet élément est présent dans la fosse adductrice palatomaxillaire des cinq spécimens que j'ai dégagés (pls 1E-F ; 2D, E ; 3A-B). Bien ossifié et généralement en place, il a pu être isolé de la gangue sur le spécimen PMUU : P? (Fig. 1 ; pls 1A-D, 3B).

Il est d'assez grande taille (Fig. 3) par rapport à l'ouverture adductrice de la fosse palato-maxillaire (b) dont il occupe un peu plus du tiers de la longueur. Sa forme, variable d'un spécimen à l'autre (Figs 1A, 2, 3), peut être comparée à la coque d'un navire quille en l'air, plus particulièrement celle du spécimen PMUU : P? (Fig. 1).

La face antéro-ventrale allongée et bien développée, «le pont du navire», est fortement convexe dans le sens de son allongement. L'aspect grumeleux de cette surface (art.La.Pt; pl. 1B-D) laisse supposer que, du vivant de l'animal, elle était recouverte de cartilage articulaire. Elle s'articule sur un processus (pr.la) du ptérygoïde situé à son voisinage qui présente également une surface articulaire (Fig. 2).

La face latérale et la face mésiale, les «flancs du navire», sont striées de sillons courbes (s.ad), dirigés vers l'arrière puis vers le bas, dont le nombre varie d'un spécimen à l'autre. Le sillon le plus marqué de chacune des faces se situe à la limite de la «quille» et de la partie renflée de la «coque». Ces sillons marquent le passage des fibres du muscle adducteur de la mandibule qui enserrent le labial.

Une importante apophyse postérieure (ap.lg.p), bien individualisée et généralement tronquée, représente la «poupe» (Fig. 1). Quant à la «proue», elle est représentée par une légère apophyse antérieure (ap.lg.a, Fig. 1), à peine visible sur certains spécimens (Figs 2, 3; pls. 1E-F, 3A). Lorsque celle-ci est peu développée, la région antérieure du labial est creusée latéralement d'une ou plusieurs petites cavités (ca.lg) de forme variable (Figs 2, 3). Sur les apophyses et dans ces cavités devaient s'insérer des ligaments qui maintenaient le labial au contact de la surface articulaire du ptérygoïde (Fig. 14).

Un petit orifice (o.VII pal.p) perce le labial chez au moins deux spécimens (Fig. 3; pls. 1E, 2E); son interprétation sera discutée ultérieurement.

Palatocarré (Pq). Il a la forme d'un triangle étiré vers l'avant (Fig. 3). Sa partie antérieure correspond à l'ossification autopalatine (Aup), sa partie dorsale à l'ossification métaptérygoïdienne (Mpt) et sa partie postéro-ventrale à l'ossification du carré (Qu). Ces trois ossifications de cartilage sont soudées entre elles. Sur les spécimens étudiés, qui sont très ossifiés, aucune trace de suture n'est visible.

La région autopalatine, la plus basse, présente ventralement un rebord latéral qui forme la plus grande partie de la crête maxillaire (cr.mx., pl. 3A). Cette crête s'applique sur une large ride longitudinale (rd) de la face interne du maxillaire (pl. 3B).

La région quadrato-métaptérygoïdienne, la plus haute, est, dans sa partie postérieure, fortement concave en vue latérale. Cette région constitue la majeure partie de la fosse adductrice palatomaxillaire (fo.ad.pqmx, Fig. 3) dans laquelle prend naissance une grande partie des fibres musculaires adductrices. Elle présente postéro-dorsalement un rebord latéral continu (rb.pop) sur lequel s'applique le préopercule.

Une large échancrure (éch.Pq) creuse le bord ventral du palatocarré dans la région de l'ouverture adductrice (Fig. 2). Le ptérygoïde est visible dans cette échancrure dont le bord est rectiligne au niveau de la région autopalatine tandis qu'il est sinueux au niveau de la région du carré.

L'ouverture adductrice (ov.ad.pqmx, Fig. 11) de la fosse palatomaxillaire occupe (b, Fig. 3) environ la moitié de la longueur (c) de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré.

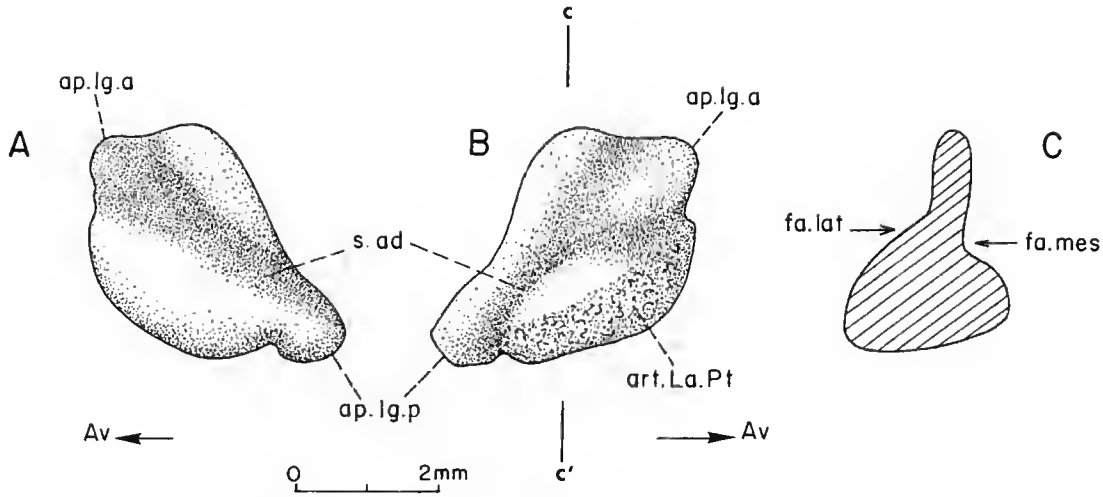


FIG. 1. — *Boreosomus reuterskioldi*, labial gauche (spécimen PMUU : P?). A, vue latérale (pl. 1A); B, vue mésiale (pl. 1B); C, coupe verticale théorique le long de la ligne c-c' indiquée sur la figure B.

Cette dernière étant calculée par mesure de simplicité depuis l'avant du processus basal jusqu'au bord postérieur de l'ouverture adductrice alors qu'elle s'étend en réalité un peu plus vers l'arrière.

Ptérygoïde (ectoptérygoïde des auteurs). Un os dermique (Pt, Figs 2, 3; pls 2A, D, E; 3A), s'observe latéralement dans l'échancrure ventrale du palatocarré; il est bien reconnaissable grâce à des stries de radiation convergentes sur sa face latérale et à des dents sur sa face mésiale (Fig. 11). La paroi mésiale de la fosse adductrice palatomaxillaire n'est donc pas constituée par le seul palatocarré, comme on le croyait jusqu'à présent (NIELSEN 1942; LEHMAN 1952; ARRATIA & SCHULTZE 1991), mais également par un os dermique. Cet élément a une plus grande extension sur la face mésiale du palatocarré (Fig. 11A) où il est associé aux autres plaques dermiques pourvues, elles aussi, de nombreuses petites dents. On lui donne généralement le nom d' «ectoptérygoïde» (STENSIÖ 1921; NIELSEN 1942; LEHMAN 1952; GARDINER 1984; VÉRAN 1988a). Mais il devrait, plutôt, être nommé «ptérygoïde» si l'on accepte son homologie avec le ptérygoïde des tétrapodes (ROSEN *et al.* 1981).

Un processus (pr.la) bien individualisé et bien développé latéralement fait saillie sur le bord ventral du ptérygoïde, en son centre de radiation (pls. 1E, F; 2A). Il se situe (Fig. 3) dans le tiers antérieur (a) de l'ouverture adductrice (b). La distance (d) entre le processus labial et le bord postérieur de l'ouverture adductrice est d'environ le tiers de la longueur (c) de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré. Ce processus n'a aucune relation avec le maxillaire (Fig. 11B); il est en effet moins élevé que la crête (cr.mx) sur laquelle celui-ci est appliqué; de plus, son extrémité, qui forme une arête, ne présente aucune trace de contact. Sa surface postéro-dorsale (art.Pt.La) présente un aspect grumeleux (pl. 2C) comparable à celui de la fossette (ft.Mk.Qu) de l'os de Meckel (pl. 2B) sur laquelle s'articule le carré. Cet aspect indique qu'elle était recouverte de cartilage. Elle s'articule avec le labial. Large, allongée obliquement vers

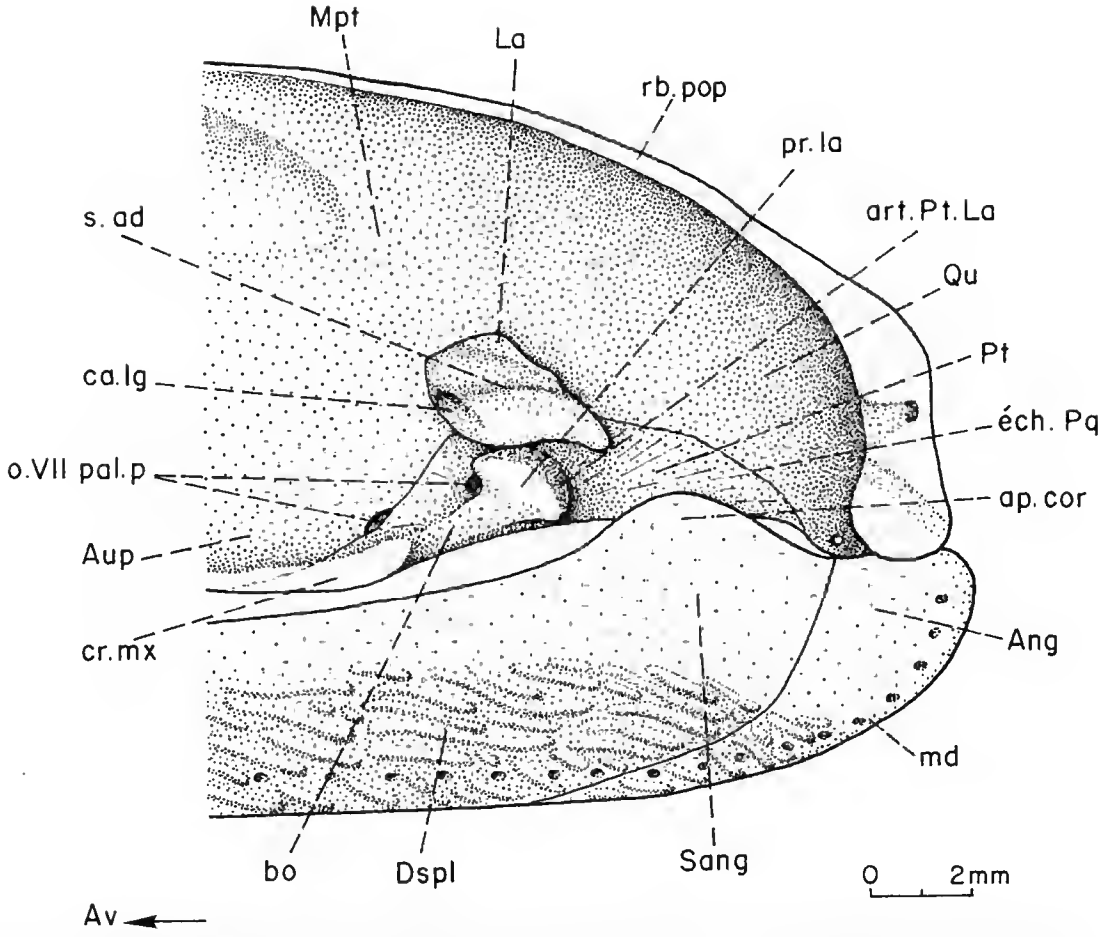


FIG. 2. — *Boreosomus reuterskioldi*, vue latérale de la région postérieure du palatocarré et de la mandibule gauches montrant le labial en connexion avec le ptérygoïde qui apparaît dans une échancrure ventrale du palatocarré (spécimen SVT 15b ; pl. 3A).

l'avant et le haut, cette surface articulaire est fortement convexe dans le sens de son allongement comme l'est également la surface correspondante sur le labial. Un tel mode d'articulation paraît surprenant ; mais on verra plus loin qu'il pouvait être parfaitement fonctionnel. Ce processus a déjà été observé par LEHMAN (1952 : 82) chez *B. gillioti* ; mais cet auteur pensait qu'il était formé par le palatocarré et devait servir d'insertion musculaire.

La crête maxillaire (cr.mx) est, dans sa région la plus postérieure, constituée en totalité par le ptérygoïde (Fig. 2). Son flanc postéro-dorsal s'incurve vers l'arrière et le plan sagittal de l'animal, formant un fort bourrelet (bo) jusqu'au processus labial (pl. 1E, F). Sur cet épaississement, qui constitue la marge antéro-mésiale de l'ouverture adductrice (Figs 3, 11B), devaient s'appuyer certaines fibres du muscle adducteur de la mandibule (Fig. 14).

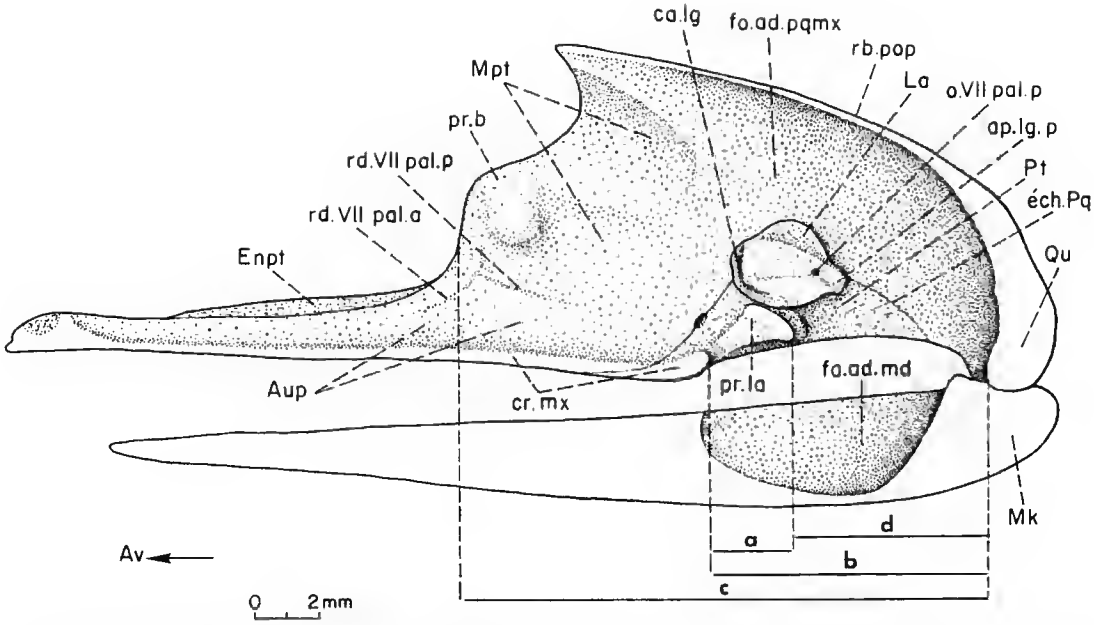


FIG. 3. — *Boreosomus reuterskioldi*, reconstitution de la face latérale du palatocarré et de l'os de Meckel gauches sur laquelle sont représentés le labial et le ptérygoïde (d'après les spécimens P.5659, SVT 13b (D, E) et 15b (pls 1, 2A, 3A).
a, distance entre le bord postérieur du processus labial et le bord antérieur de l'ouverture adductrice ; b, longueur de l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire ; c, longueur de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré, mesurée de l'avant du processus basal au bord postérieur de l'ouverture adductrice ; d, distance entre le bord postérieur du processus labial et le bord postérieur de l'ouverture adductrice.

Plusieurs petits orifices ovales ou circulaires (o.VIIpal.p) s'ouvrent sur la face latérale du ptérygoïde, au niveau de sa limite avec la région autopalatine (Fig. 2), ainsi qu'à la base du processus labial (pl. 2C). Ces orifices correspondent peut-être aux débouchés de la branche palatine postérieure du nerf facial qui allait innerver la lèvre supérieure.

Os de Meckel (Mk). Il est creusé latéralement par la fosse musculaire adductrice de la mandibule (fo.ad.md, Fig. 3). Élevée et large vers l'arrière, cette fosse diminue de hauteur et se rétrécit rapidement vers l'avant (pl. 2D, E) ; elle a la même extension que son ouverture.

Susangulaire (Sang). Cet élément constitue l'essentiel de la paroi latérale de la fosse adductrice de la mandibule. Son bord dorsal présente une apophyse coronoïde (ap.cor, Fig. 2), d'importance variable selon les spécimens (pls. 1E, F; 3A) et légèrement inclinée vers le plan sagittal. Lorsque les mâchoires sont fermées, cette apophyse pénètre dans la fosse palatomaxillaire. L'absence d'ornementation sur une partie du susangulaire met en évidence sa surface de recouvrement avec le maxillaire.

Acrorhabdus sp. du Trias inférieur du Spitsberg

Le labial était présent sur l'unique exemplaire où le palatocarré est visible (pl. 3C). Je l'ai malencontreusement éliminé lors du dégagement croyant à un artefact de fossilisation : c'était

la première fois que j'observais cet élément dont l'érosion de la face latérale laissait apparaître une structure d'apparence compacte, qui ne ressemblait ni à celle d'un os dermique ni à celle d'un os enchondral.

Le ptérygoïde, bien visible en vue latérale dans l'échancrure du palatocarré, est en tout point comparable à celui de *Boreosomus reuterskioldi*.

Ptycholepis bollensis Agassiz du Lias de Sainte-Colombe (France)

Le labial (Fig. 4) est présent sur au moins trois des spécimens où la face latérale du palatocarré a pu être observée (pl. 4); mais l'écrasement de ces fossiles rend leur interprétation délicate. Il possède toutes les caractéristiques de celui de *Boreosomus reuterskioldi*. Sa forme est cependant un peu différente, notamment par le plus grand développement de l'apophyse postérieure (ap.lg.p) qui n'est pas dans le prolongement de l'os et s'oriente très nettement vers le bas. De plus, ses dimensions sont relativement plus importantes : il occupe la moitié de l'ouverture adductrice (Fig. 4) alors que, chez *Boreosomus reuterskioldi* (Fig. 3), il en occupe un peu plus d'un tiers.

Le palatocarré présente un rebord postéro-dorsal (rb.pop) interrompu dans la région du carré, ménageant ainsi une ouverture (ov.ad.d, Fig. 4; pl. 4C) qui fait communiquer la fosse adductrice palatomaxillaire avec la région de l'hyomandibulaire. Cette ouverture devait permettre à certaines fibres superficielles du muscle adducteur d'aller s'insérer sur l'hyomandibulaire qui présente une crête très saillante (cr.ad, pl. 4D). D'un point de vue anatomique, une telle disposition correspond à un état intermédiaire entre la fosse palatomaxillaire fermée postéro-dorsalement des autres paléoniscoïdes et celle des néoptérygiens qui, dans cette région, est complètement ouverte (Fig. 20).

Le ptérygoïde est, en vue latérale, presque identique à celui de *B. reuterskioldi* aussi bien par son extension et les proportions de son processus labial que par son mode d'articulation avec le labial.

Le susangulaire possède dorsalement une apophyse coronoïde (ap.cor, pl. 4D) comme chez *B. reuterskioldi*.

Saurichthys sp. du Trias inférieur du Spitsberg

Labial. Les faces latérales de chacun des palatocarrés ont été dégagées sur deux spécimens. Sur l'un d'eux (SVT 20), et d'un seul côté (pl. 5C), j'ai mis en évidence, près du rebord postéro-dorsal du palatocarré (rb.pop), un élément indépendant qui peut être interprété comme un labial déplacé. Il présente en effet certaines caractéristiques (Figs 5, 7) de celui de *Boreosomus reuterskioldi* et de *Ptycholepis bollensis* : apophyse ligamentaire (ap.lg.p), gouttière (gt.ad) marquant le passage des fibres musculaires. Mais il en diffère aussi bien par ses proportions et sa forme que par ses modalités d'articulation sur le ptérygoïde.

Le labial a été isolé de la gangue, dégagé sur sa face interne et replacé en connexion avec le ptérygoïde (Fig. 7), de la manière qui m'apparaît la plus probable. Il est certainement incomplet : en effet, lors de son dégagement, j'ai remarqué que son contour antéro-dorsal était mal délimité. Il devait être en cours d'ossification car, dans son prolongement, plusieurs nodules osseux, dont un de grande taille (nd.os.La?, pl. 5C), ont été observés. Sur les figures 5A et 7, la limite antéro-dorsale du labial a été reconstituée.

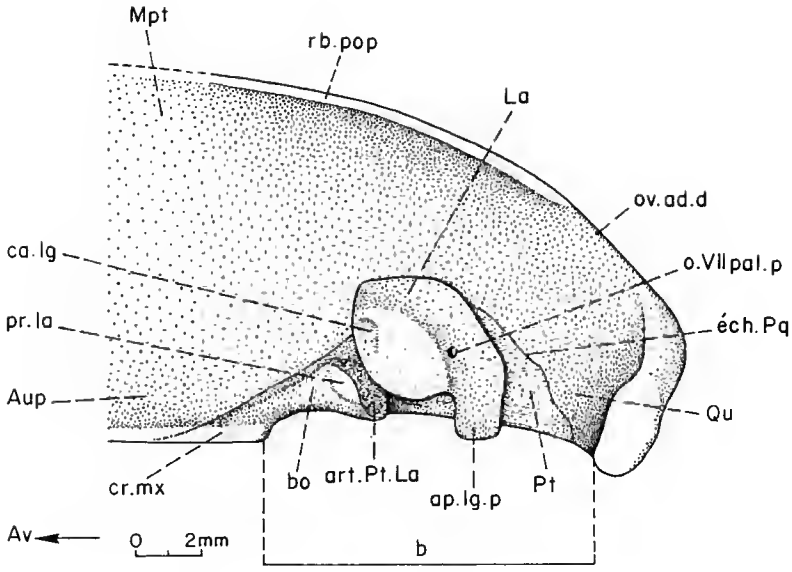


FIG. 4. — *Ptycholepis bollensis*, reconstitution partielle de la face latérale du palatocarré gauche montrant le labial en connexion avec le ptérygoïde (d'après les spécimens STC 26, 28, 41, 124 ; (pl. 4).

Bien que l'on ignore son extension exacte, on peut penser que le labial était de petite taille par rapport à l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire, celle-ci étant très allongée (Fig. 7). Le labial se caractérise par une très longue apophyse postérieure (ap.lg.p), orientée sans doute postéro-ventralement, sur laquelle devait s'insérer un ligament (Fig. 15). Du fait de sa faible épaisseur, il ne présente que deux faces : l'une plane (Fig. 5A, pl. 5A), l'autre légèrement convexe dans le sens transversal (Fig. 5B, pl. 5B).

La face plane (Fig. 5A, pl. 5A), celle qui s'observe en vue latérale, est traversée par une gouttière (gt.ad), large et profonde, dont le trajet est rectiligne vers le haut et l'avant dans la partie conservée du labial. Cependant, par comparaison avec les sillons que présente le labial chez *B. reuterskioldi*, il est probable que le trajet de cette gouttière s'infléchissait ensuite vers l'avant. Une telle gouttière devait sans doute servir de «coulisse de glissement» à un tendon du muscle adducteur.

La face convexe (Fig. 5B ; pl. 5B) ne présente aucune aspérité révélant l'existence sur le vivant de cartilage articulaire. Cependant, par comparaison avec *B. reuterskioldi*, on peut supposer qu'elle s'articulait sur le ptérygoïde qui présente, lui, une nette surface articulaire (Fig. 6A ; pls 5D, 6B). Une cavité ovale (ca), dirigée vers l'avant et le bas, creuse cette face. Très profonde dans sa région postéro-dorsale, elle s'enfonce dans l'épaisseur de l'os. Aucune interprétation satisfaisante ne peut être proposée pour le moment. Une légère dépression (dp.lg) s'observe à la base de l'apophyse postérieure ; elle accroissait sans doute la surface d'insertion du ligament qui devait s'attacher sur ce processus.

Palatocarré (Pq). La région quadrato-métaptérygoïdienne (Fig. 7) est moins élevée que celle de *B. reuterskioldi* (Fig. 3). L'ouverture adductrice (b) occupe un peu plus des deux tiers

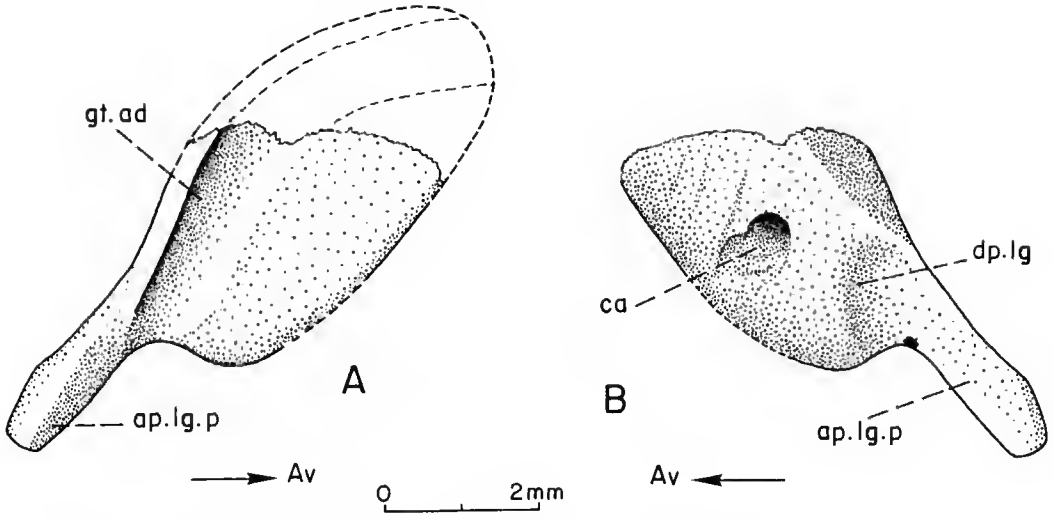


FIG. 5. — *Saurichthys* sp., partie ossifiée du labial droit (spécimen SVT 20; pl. 5A-C). A, face postéro-dorso-latérale; B, face antéro-ventro-mésiale.

postérieurs de la longueur (c) de cette région, alors que, chez *B. reuterskioldi,* elle n'en occupe que la moitié. Une échancrure (éch.Pq), longue et peu élevée, s'observe sur le bord ventral du palatocarré dans la région de l'ouverture adductrice.

Ptérygoïde (Pt). Le ptérygoïde est, en vue latérale, partiellement visible dans l'échancrure du palatocarré (éch.Pq) où il forme une longue bande qui constitue la marge mésiale et antérieure de l'ouverture adductrice (Fig. 6).

Une surface articulaire (art.Pt.La) se distingue sur le flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire. Elle est bien délimitée (li.art, Fig. 6A; pl. 6B) et ne s'étend pas jusqu'à la base du flanc. Étroite, allongée obliquement vers l'arrière et le haut, cette surface articulaire s'incline vers le plan sagittal; elle est légèrement concave dans le sens de son allongement et convexe dans le sens transversal (pl. 5D). Son aspect rugueux (pl. 6B) révèle la présence sur le vivant de cartilage articulaire. Une telle surface devait servir à l'articulation du labial; sa concavité dans le sens de son allongement semble répondre à la convexité de la face antéro-ventro-mésiale du labial dans le sens transversal. L'articulation labial-ptérygoïde ne se fait donc pas sur un processus réservé à cette fonction comme chez *B. reuterskioldi* (Fig. 11B), mais sur la marge antéro-mésiale de l'ouverture adductrice palatomaxillaire (Fig. 6B).

La base (ba) du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire, située dans le prolongement de la surface articulaire destinée au labial (Fig. 6A; pls 5C, 6B), devait servir de surface d'appui à certaines fibres du muscle adducteur de la mandibule. Deux orifices ovales (o.VIIpal.p) sont visibles latéralement à la limite du ptérygoïde et de la région autopalatine (Fig. 6A). Leur interprétation sera discutée plus loin.

Os de Meckel. La fosse musculaire (fo.ad.md) qui creuse latéralement cet os s'étend bien au-delà de l'ouverture adductrice de la mandibule (Fig. 7). Très élevée dans la région postérieure,

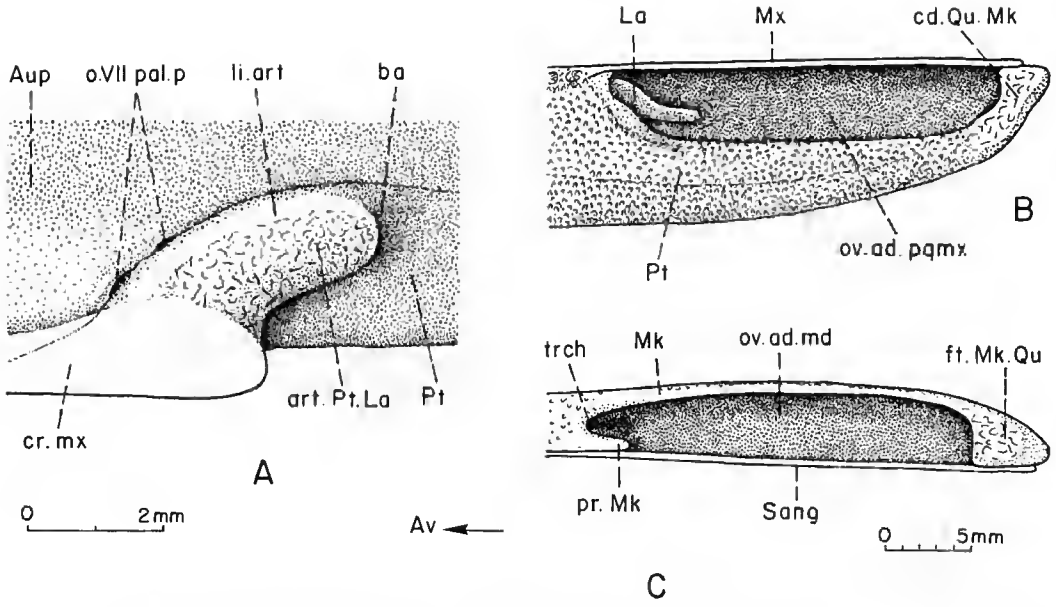


FIG. 6. — *Saurichthys* sp. (spécimen SVT 20). A, vue latérale du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire du ptérygoïde gauche sur lequel s'observe la surface articulaire destinée au labial ; B, reconstitution de l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire gauche en vue ventrale laissant apparaître la région postérieure du labial ; C, reconstitution de l'ouverture adductrice de la mandibule gauche en vue dorsale montrant la trochlée de l'os de Meckel.

elle se rétrécit vers l'avant pour former une très large gouttière longitudinale (gt.fo.ad.) limitée dorsalement par un rebord latéral (rb.Mk) de l'os de Meckel sur lequel s'applique le dentalo-splénial. La grande extension de la fosse musculaire de la mandibule est un caractère également présent chez *Pteronisculus magna* (NIELSEN 1942 : 164, Fig. 35), tandis que chez *B. reuterskioldi* cette fosse ne s'étend pas au-delà de l'ouverture adductrice de la mandibule (Fig. 3).

L'os de Meckel présente, en avant de l'ouverture adductrice (Fig. 6C), une profonde trochlée (trch) partiellement formée par un long processus (pr.Mk), qui se détache de l'arrière du rebord latéral (Fig. 7). Sur cette trochlée devait sans doute s'infléchir un tendon des fibres sous-orbitaires du muscle adducteur de la mandibule (Fig. 15).

Un processus très saillant (pr.lg), dirigé vers l'avant et le haut, s'observe sur la paroi postérieure de la fosse musculaire adductrice (Fig. 7) ; il est bien visible seulement sur le côté gauche du spécimen SVT 20 (pl. 6A). On peut penser que cette saillie devait servir d'insertion à un ligament provenant de l'apophyse postérieure du labial (Fig. 15).

« Pteronisculus » gyrolepidoides Stensiö du Trias inférieur du Spitsberg

Le palatocarré a pu être dégagé sur un seul spécimen et d'un seul côté (pl. 7). On n'y observe pas le labial ; cependant, un caractère du ptérygoïde est en faveur de son existence.

Le ptérygoïde présente en effet, latéralement, un processus labial (pr.la) qui n'est pas aussi développé ni aussi éloigné de la crête maxillaire (pl. 7C) que chez *Boreosomus reuterskioldi*,

Acrorhabdus sp. et *Ptycholepis bollensis*. Ce processus présente une face postéro-dorsale, convexe dans le sens de son allongement, dont l'aspect grumeleux n'est, du fait de la petitesse du spécimen, visible qu'au microscope électronique à balayage (pl. 7C, D). Une telle surface contraste avec celle de la face antéro-ventrale du processus labial qui ne présente aucune aspérité de ce type; elle devait être recouverte de cartilage, ce qui indique que, à l'instar de *B. reuterskioldi*, *Acrorhabdus* sp. et *P. bollensis*, un labial devait venir s'y articuler. Il est probable que cet élément était cartilagineux, ce qui peut être dû au jeune âge de l'individu car l'ensemble du squelette viscéral, en particulier le palatocarré, est mal ossifié.

On doit remarquer que cette espèce du Spitsberg se différencie nettement de celles du Groenland (NIELSEN 1942), *Pteronisculus magna*, et de celles de Madagascar (LEHMAN 1952), en particulier, par la présence sur le ptérygoïde d'un processus labial comme chez les ptycholépiformes. Aussi, je pense qu'elle ne doit pas être rattachée au genre *Pteronisculus*. On notera cependant que cette forme possède par ailleurs de nombreux caractères de paléonisciformes (*sensu* ANDREWS *et al.* 1967). Ce problème sera approfondi dans une prochaine étude sur l'ensemble de l'ichtyofaune du Trias inférieur du Spitsberg.

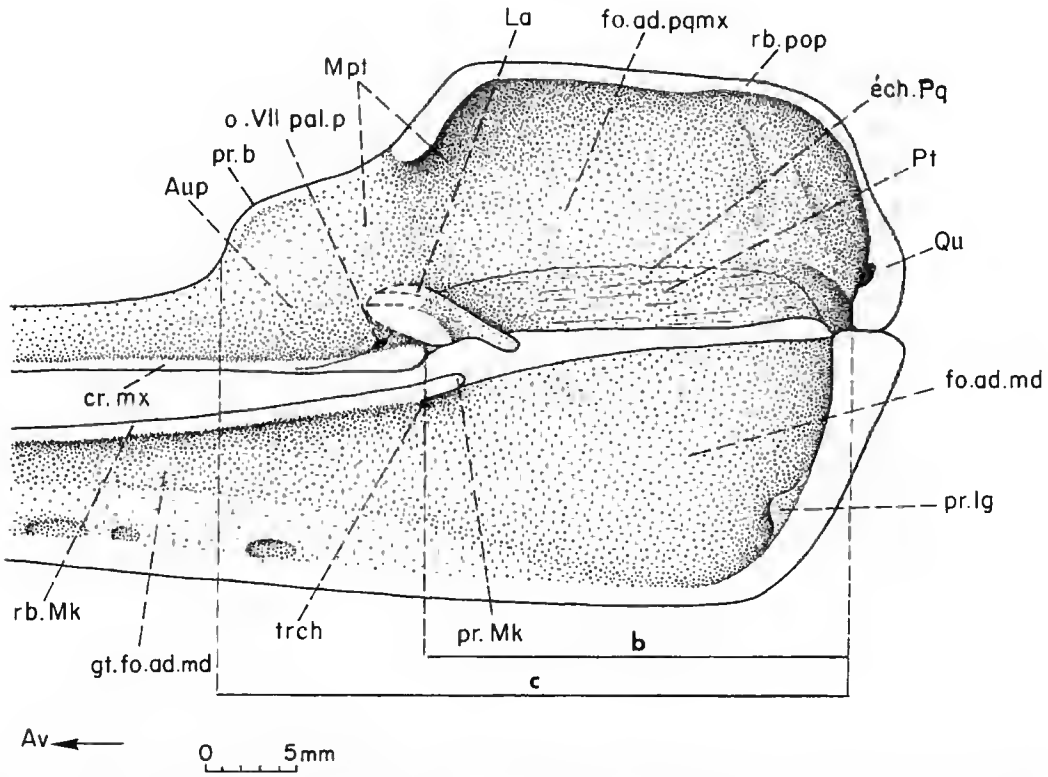


FIG. 7. — *Saurichthys* sp., reconstitution partielle de la face latérale du palatocarré et de l'os de Meckel gauches sur laquelle sont représentés le labial et le ptérygoïde (d'après le spécimen SVT 20). b, longueur de l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire; c, longueur de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré, mesurée de l'avant du processus basal au bord postérieur de l'ouverture adductrice.

Pteronisculus sp. Berg, du Trias inférieur du Groenland

Sur un spécimen de *P. magna* (777A), déjà étudié par NIELSEN (1942), s'observe un élément isolé (La?), de forme subtriangulaire, situé postéro-dorsalement à la crête maxillaire du ptérygoïde (pl. 8A, B). Il repose sur un fragment (frg.Pq) d'os enchondral du palatocarré dont la majeure partie a sans doute été éliminée par NIELSEN pour observer la face latérale des os dermiques qui le recouvraient mésialement. Cet élément ne possède aucune des caractéristiques du labial telles qu'on les observe chez *B. reuterskioldi* et *Saurichthys* sp. Cependant, sa position et ses proportions laissent à penser qu'on pourrait être en présence d'un labial. La crête maxillaire du ptérygoïde étant incomplète dans sa région postérieure, on ne peut savoir si elle présentait une surface d'articulation sur son flanc postéro-dorsal.

Un autre spécimen de *P. magna* (GGU 26805), sur lequel j'ai dégagé la face latérale du palatocarré, ne montre aucun élément qui puisse être interprété comme un labial. L'état de la crête maxillaire du ptérygoïde ne me permet pas de donner un avis sur l'éventuelle présence d'une surface articulaire qui lui serait destinée. Le ptérygoïde est bien visible latéralement dans une échancrure du palatocarré, son extension est, en vue latérale, comparable à celle de *B. reuterskioldi*. L'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire occupe seulement le tiers postérieur de la région quadrato-métaptérygoïdienne, mesurée du processus basal au bord postérieur de l'ouverture adductrice.

Un spécimen de *Pteronisculus* sp. (P.7593), apporte des informations complémentaires : un processus (pr.Pt) très développé latéralement fait saillie sur la région postérieure de la crête maxillaire du ptérygoïde (pl. 8C, D). Légèrement convexe dorsalement dans le sens longitudinal, son extrémité vient au contact du maxillaire. Il est recouvert sur sa face ventrale par une lame horizontale du maxillaire qui, dirigée mésialement, recouvre aussi la face ventrale de la crête maxillaire du ptérygoïde et de l'autopalatin. Ces caractères ne sont pas visibles sur la planche 8C, le maxillaire ayant été partiellement détruit pour observer le ptérygoïde. Sur le flanc postéro-dorsal de ce processus, aucune aspérité révélant la présence de cartilage articulaire n'est observable, même au microscope électronique (pl. 8D).

Dans ces conditions, on ne peut conclure à la présence d'un labial sur les spécimens de *Pteronisculus* ici étudiés. Mais on verra que l'absence du critère classique d'estimation d'une surface articulaire n'est peut-être pas toujours significative.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Labial

Chez les paléoniscoïdes étudiés ici, la présence d'un labial n'est certaine que chez des genres où cet élément s'articule incontestablement sur le ptérygoïde. On peut y distinguer deux types de dispositions fort différentes.

« Type *Boreosomus* » (Fig. 3). Illustré par trois genres *Boreosomus*, *Acrorhabdus* et *Ptycholepis*, il présente les caractéristiques suivantes :

– le labial est de grande taille par rapport à l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire ; il possède trois faces dont l'une est articulaire et convexe dans le sens longitudinal, les deux autres étant parcourues de sillons courbes ;

– la surface articulaire du ptérygoïde destinée au labial est portée par un processus situé dans le tiers antérieur de l'ouverture adductrice (Fig. 11B). Cette surface est large, allongée obliquement vers l'avant et le haut, convexe dans le sens de son allongement; son importance est sensiblement la même que celle de la surface articulaire du labial;

– l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire occupe environ la moitié postérieure de la longueur (c) de la région quadrato-métaptérygoïdienne;

– la fosse adductrice de la mandibule est peu étendue; elle n'est pas plus longue que son ouverture.

«Type *Saurichthys*» (Fig. 7). Illustré par le seul genre *Saurichthys*, il présente les caractéristiques suivantes :

– le labial est de petite taille par rapport à l'ouverture adductrice; il ne présente que deux faces dont l'une est articulaire et convexe dans le sens transversal, l'autre étant parcourue d'une profonde gouttière;

– la surface articulaire du ptérygoïde destinée au labial se situe sur le flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire, donc sur la marge antérieure de l'ouverture adductrice (Fig. 6B); cette surface est étroite, allongée obliquement vers l'arrière et le haut, concave dans le sens transversal; elle est beaucoup moins développée que la surface qui lui correspond sur le labial;

– l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire occupe un peu plus des deux tiers postérieurs de la longueur (c) de la région quadrato-métaptérygoïdienne;

– la fosse adductrice de la mandibule est très étendue : elle se prolonge bien en avant de son ouverture.

Le labial étant présent chez des groupes de paléoniscoïdes fort différents – ptycholépiformes (*Boreosomus, Acrorhabdus, Ptycholepis*), saurichthyiformes (*Saurichthys*) et paléoniscifomes («*Pteronisculus*» *gyrolepidoides*) –, on peut penser qu'il existait primitivement chez les actinoptérygiens. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les cladistiens (brachioptérygiens), maintenant classés dans les actinoptérygiens (ROSEN *et al.* 1981; PATTERSON 1982; VÉRAN 1988b), présentent un élément cartilagineux (Fig. 18, ALLIS 1922) qui peut être considéré comme l'homologue vestigial du labial des paléoniscoïdes.

Si le labial n'a été observé que sur très peu de formes fossiles, c'est sans doute pour les raisons suivantes :

– il s'ossifiait rarement, et peut-être seulement chez les sujets âgés, comme c'est notamment le cas de l'interhyal (VÉRAN 1988b);

– la face latérale du palatocarré sur laquelle il se situe est peu fréquemment observable sur le matériel fossile;

– étant inclus dans la masse musculaire adductrice, il peut s'être déplacé lors de la fossilisation;

– l'existence de cet élément isolé étant insoupçonnée, il n'a pas attiré l'attention.

La question se pose maintenant de savoir si, primitivement, le labial s'articulait ou non sur le ptérygoïde. Cette incertitude est due au fait que, sur les divers exemplaires de *Pteronisculus* dont je dispose, je n'ai pu mettre en évidence de surface articulaire qui puisse lui correspondre. D'autre part, l'emplacement de la liaison labial-ptérygoïde diffère dans le «type *Boreosomus*» (Fig. 3) et dans le «type *Saurichthys*», ce qui pourrait indiquer que cette liaison a été acquise indépendamment par deux lignées. Cependant, je suis plutôt favorable à l'hypothèse selon laquelle

la liaison labial-ptérygoïde existait primitivement chez les actinoptérygiens. En effet, chez les cladistiens, le cartilage labial est en contact avec un processus latéral du ptérygoïde (ALLIS 1922, ectoptérygoïde) lorsque la bouche est fermée. Or, ce groupe s'est sans doute précocement détaché de la lignée principale des actinoptérygiens (ROSEN *et al.* 1981 ; PATTERSON 1982 ; VÉRAN 1988b). De plus, une observation de JANVIER & SUAREZ-RIGLOZ (1986 : 98, Fig. 15) sur un vertébré indéterminé du Dévonien moyen de Bolivie semble également en faveur de cette hypothèse. Ces auteurs ont décrit, sur le bord ventral du palatocarré une proéminence latérale d'aspect rugueux qui, selon moi, pourrait être la surface d'articulation du labial (art.Pt.La?, Fig. 8, pl. 6C). Cette interprétation est fondée sur le fait que cette proéminence rugueuse est portée par un probable ptérygoïde. En effet, le ressaut bien visible en avant de la proéminence (Fig. 8) peut être la limite de l'échancrure du palatocarré qui laisse apparaître cet élément dermique ; de plus, les petites lignes visibles sur cet élément sont peut-être des stries de radiation. Le fait que le palatocarré ne recouvre pas latéralement la totalité du ptérygoïde est certainement un caractère d'ostéichthyen (Fig. 10). Comme dans le matériel de Bolivie, les seuls restes de ce groupe sont des écailles d'actinoptérygiens (JANVIER & SUAREZ-RIGLOZ 1986), il est probable que ce palatocarré appartient à ce groupe. Sinon, on devrait l'attribuer à un autre groupe d'ostéichthyen, ce qui suggérerait que cette liaison serait apparue encore plus tôt dans l'évolution.

Si cette hypothèse est exacte, il faut envisager que chez *Pteronisculus* ou bien le cartilage articulaire n'a pas laissé de trace rugueuse sur le flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire des spécimens observés, ou bien la liaison labial-ptérygoïde a été perdue. Je pense plutôt que l'absence du critère classique d'estimation d'une surface articulaire n'est peut-être pas significative. En effet, sur les deux spécimens de *Saurichthys* sp. que j'ai observés, la zone articulaire destinée

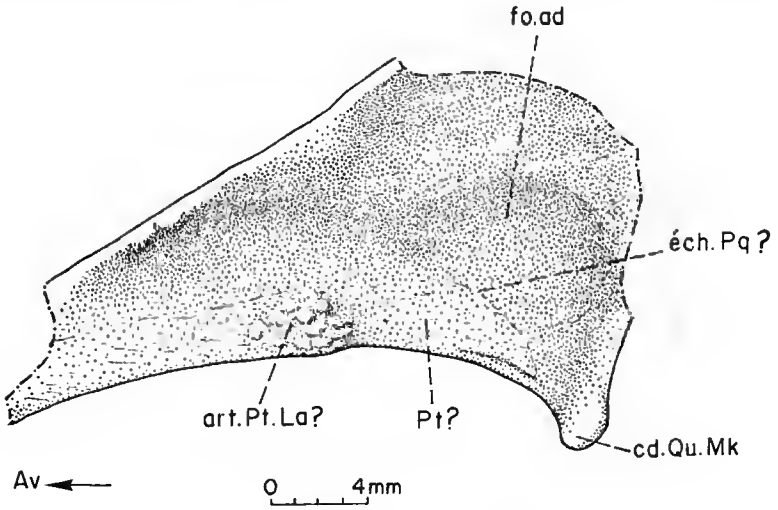


FIG. 8. — Ostéichthyen indéterminé, sans doute un actinoptérygien du Dévonien moyen de Bolivie. Vue latérale partielle du palatocarré gauche et probablement du ptérygoïde qui présente une proéminence d'aspect rugueux pouvant correspondre à la surface d'articulation du labial. Interprétation personnelle d'après un moulage en élastomère du spécimen YPFB Pal. 6607 (pl. 6C) étudié par JANVIER & SUAREZ-RIGLOZ (1986).

au labial ne se distingue nettement que sur un seul (SVT 20, pls. 5C, 6B). Dans le cas où je n'aurais eu à ma disposition que l'autre spécimen (SVT 21), je n'aurais pu interpréter cette zone comme une surface articulaire.

On doit maintenant se demander si le labial s'articulait primitivement sur le flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire, donc sur la marge antérieure de l'ouverture adductrice, comme dans le « type *Saurichthys* » (Fig. 7), ou bien sur un processus ne servant qu'à cette articulation, comme dans le « type *Boreosomus* » (Fig. 3). La première possibilité est la plus probable. En effet, si la surface d'articulation sur la marge antérieure de l'ouverture adductrice a pu passer inaperçue, il n'en est pas de même du processus labial qui, dans le second cas, devrait être répandu chez les « chondrostéens ». Or ce processus n'a été signalé auparavant que par LEHMAN (1952), chez *Boreosomus gillioti*, et par WENZ (1967), chez *Ptycholepis bollensis*. Selon ces auteurs, il appartient au palatocarré et servait d'insertion musculaire. Dans ces conditions, la présence d'un processus labial doit être une spécialisation. Comme elle existe d'une part chez les ptycholépiformes (boréosomidés + ptycholépidés) qui sont sans doute le groupe-frère des néoptérygiens (VÉRAN 1988b), d'autre part, chez « *Pteronisculus* » *gyrolepidoides* (pl. 7) qui possède par ailleurs de nombreux caractères de paléonisciformes, il est probable que cette spécialisation est apparue dans la lignée principale des actinoptérygiens. Ce processus s'est, à mon avis, individualisé de la crête maxillaire par suite de l'allongement vers l'avant de l'ouverture adductrice. Cet allongement est lié à l'avancée de la commissure des lèvres située juste en avant de l'ouverture adductrice, donc au raccourcissement de l'ouverture buccale. En effet, chez *Boreosomus reuterskioldi*, le processus labial se situe au même emplacement que le bord antérieur de l'ouverture adductrice chez les paléonisciformes. Ainsi, sur les spécimens où j'ai pu effectuer des mesures de proportion, *Pteronisculus magna*, *Coccocephalus wildi* du Westphalien supérieur d'Angleterre (POPLIN & VÉRAN sous presse) et « *Pygopterus* » *degeeri* du Trias inférieur du Spitsberg, de même que sur les figures de *Birgeria groenlandica* (NIELSEN 1942, Fig. 71), *Mimia toombsi* (GARDINER 1984, Fig. 55), et un paléoniscidé indéterminé du Pennsylvanien du Kansas (POPLIN 1974, pl. 35, Fig. 5), l'ouverture adductrice occupe environ le tiers postérieur de la longueur (e) de la région quadrato-métaptérygoïdienne (Fig. 9). Or cela correspond approximativement à la distance (d) entre le bord postérieur du processus labial et le bord postérieur de l'ouverture adductrice chez *Boreosomus reuterskioldi* (Fig. 3). Dans ces conditions, chez les ptycholépiformes, le fort bourrelet (bo, Figs 2-4) situé en avant du processus labial ne serait que le vestige de la région postérieure de la crête maxillaire des paléonisciformes. Cette hypothèse est corroborée par la comparaison de la tête d'un paléonisciforme, *Pteronisculus macropterus* (LEHMAN 1952, Fig. 26), et celle d'un ptycholépiforme, *Boreosomus gillioti* (LEHMAN 1952, Fig. 51) : la fente buccale est nettement plus courte chez le second groupe que chez le premier. Ceci correspond aussi à un raccourcissement des mâchoires, ces transformations étant liées à une stratégie de capture des proies par aspiration qui implique une bouche petite, mode d'alimentation qui s'imposera chez les téléostéens (GOSLINE 1971).

En définitive, il est probable que les actinoptérygiens les plus primitifs, dont les paléonisciformes sont les plus proches, ont possédé un labial articulé sur la marge antérieure de l'ouverture adductrice, laquelle occupe seulement le tiers postérieur de la longueur (e) de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré (Fig. 9). Dans ces conditions, les deux dispositions distinguées dans le matériel étudié ici ne sont que des cas spécialisés du « type paléonisciforme ».

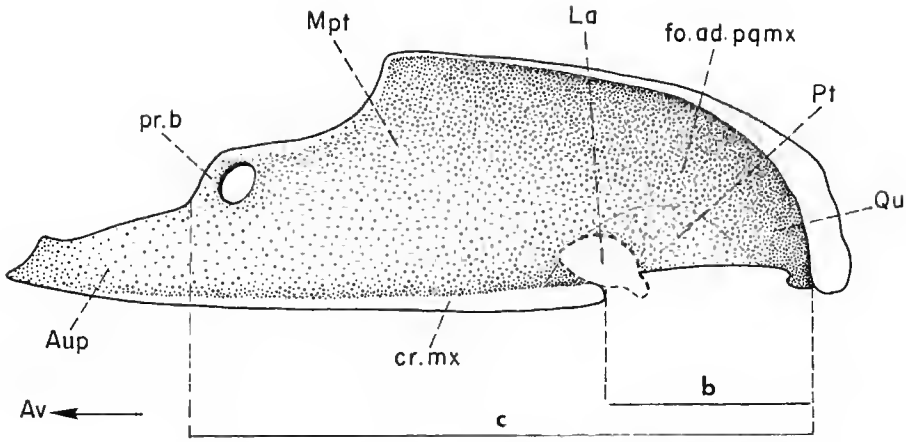


FIG. 9. — Paléonisciforme, reconstitution de la face latérale du palatocarré gauche sur laquelle sont représentés le ptérygoïde et un hypothétique labial (d'après *Pteronisculus magna* (spécimen GGU 26805) et « *Pygopterus* » *degeeri* (spécimen SVT 30b). b, longueur de l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire ; c, longueur de la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré, mesurée de l'avant du processus basal au bord postérieur de l'ouverture adductrice.

Ainsi, dans le « type *Saurichthys* », l'ouverture adductrice s'est considérablement allongée, entraînant le labial sur sa marge antérieure ; cette évolution est certainement liée au très grand étirement du museau. Dans le « type *Boreosomus* », l'ouverture adductrice s'est également allongée ; mais le labial est resté à sa place primitive, un processus d'articulation s'étant individualisé de la crête maxillaire ; cet allongement est dû au raccourcissement de la fente buccale. Une telle évolution a dû s'amorcer avant les ptycholépiformes puisque « *Pteronisculus* » *gyrolepidoides* présente un processus labial moins éloigné de la crête maxillaire que celui de *Boreosomus reuterskioldi*.

Ptérygoïde

L'élément dermique, nommé dans ce travail « ptérygoïde », visible latéralement dans l'échancrure ventrale du palatocarré (Figs 3, 7) chez toutes les formes étudiées ici, n'avait, jusqu'à présent, été observé dans cette position que par NIELSEN (1949, Fig. 29, ectoptérygoïde) chez *Australosomus kochi*. Par contre, il a été mis en évidence (généralement sous le nom d' « ectoptérygoïde ») chaque fois que le palatocarré est observable sur sa face mésiale sur laquelle son extension est beaucoup plus grande (Fig. 11A). Plusieurs indices permettent maintenant de penser que, chez d'autres paléoniscoïdes, le palatocarré ne recouvre pas latéralement la totalité de cet os dermique. En effet, chez plusieurs paléoniscidés indéterminés du Pennsylvanien du Kansas, POPLIN (1974 : 130, pl. 35, crête inférieure) a signalé sur la face latérale du palatocarré, au niveau de l'ouverture adductrice, soit une crête, soit un sillon courbe représentant, à mon avis, l'échancrure du palatocarré dans laquelle s'observe l'os dermique en question. De même, chez *Moythomasia durgaringa*, GARDINER (1984, Fig. 59) a clairement figuré, dans la même région, un relief courbe qui doit correspondre à la réelle limite ventrale du palatocarré. Cet os dermique

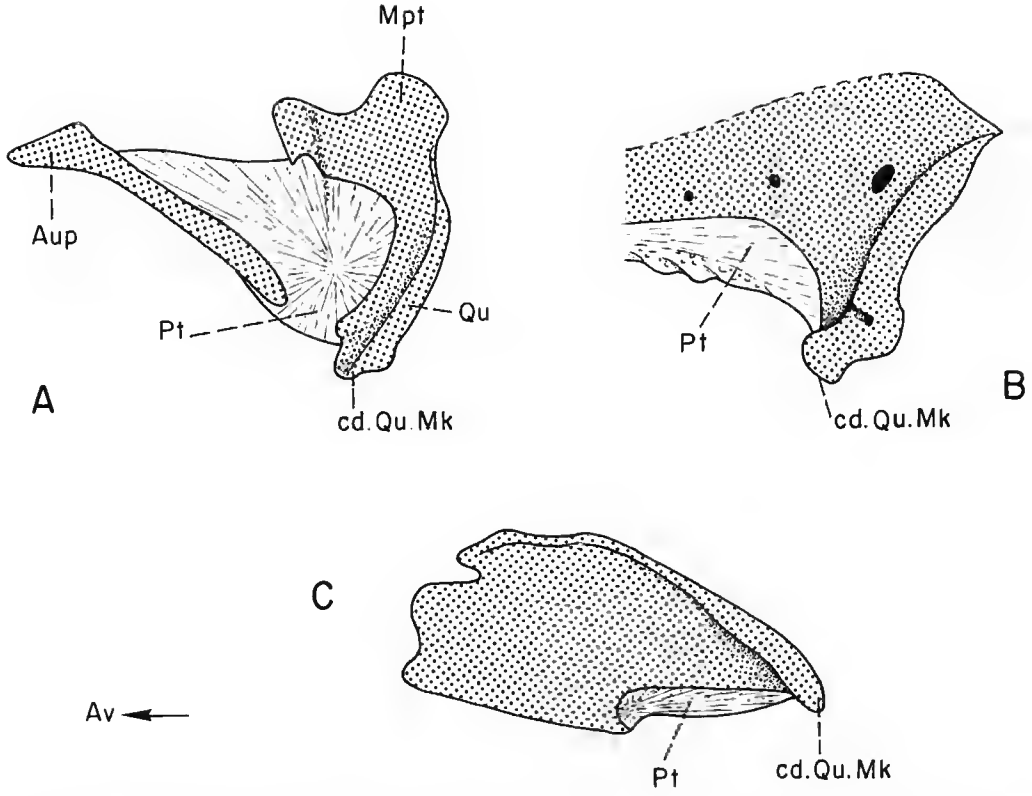


FIG. 10 — Schémas du palatocarré montrant le ptérygoïde en vue latérale chez différents groupes d'ostéichthyens. A, *Nesides schmidti*, actinistien du Dévonien d'Allemagne (modifié d'après BJERRING 1977, Fig. 24); B, *Holodipterus gogoensis*, dipneuste du Dévonien d'Australie (modifié d'après MILES 1977, Fig. 22); C, *Glyptolepis groenlandica*, porolépiforme du Dévonien du Spitsberg (modifié d'après JARVIK 1972, Fig. 25).

est présent dans la même position chez *Polypterus* (Fig. 18, ptérygoïde) où on le nomme classiquement «ectoptérygoïde» (ALLIS 1922). Une telle disposition est certainement un caractère primitif d'ostéichthyen. En effet, on l'observe également (Fig. 10) chez les «rhipidistiens» (JARVIK 1954, 1972), les actinistiens (BJERRING 1977) et les dipneustes (MILES 1977), chez lesquels l'élément dermique apparaissant en vue latérale a été identifié comme un «entoptérygoïde».

Chez les actinoptérygiens fossiles (Fig. 12), cet élément a classiquement été interprété, à la suite de STENSIÖ (1921, 1925), comme un «ectoptérygoïde» (VÉRAN 1988a). PEARSON & WESTOLL (1979 : 358) ont ensuite remarqué sa similitude avec l'entoptérygoïde des «rhipidistiens» et, en conséquence, l'ont nommé «entoptérygoïde». Plus récemment, ROSEN *et al.* (1981), et GARDINER (1984), ont comparé les os dermiques du palais des divers groupes d'ostéichthyens; ils ont conclu que l'«ectoptérygoïde» des actinoptérygiens et l'entoptérygoïde des «rhipidis-

tiens », des actinistiens et des dipneustes sont homologues du ptérygoïde des tétrapodes. Je suis pleinement d'accord avec cette interprétation. En effet, l'élément appelé classiquement « ecto-ptérygoïde » chez les actinoptérygiens présente, en commun avec le ptérygoïde des tétrapodes (PANCHEN 1964, 1972 ; BEAUMONT 1977), les caractéristiques suivantes :

– il forme, au niveau de l'ouverture adductrice, la paroi mésiale de la fosse musculaire adductrice ;

– il s'incurve latéralement pour s'accoler au maxillaire, composant ainsi la plus grande partie de la marge antérieure de l'ouverture adductrice.

Dans ces conditions, où l'ectoptérygoïde des actinoptérygiens (Fig. 11A) se situe-t-il réellement ? Il est probable que, chez eux, l'élément généralement nommé « dermopalatin postérieur »

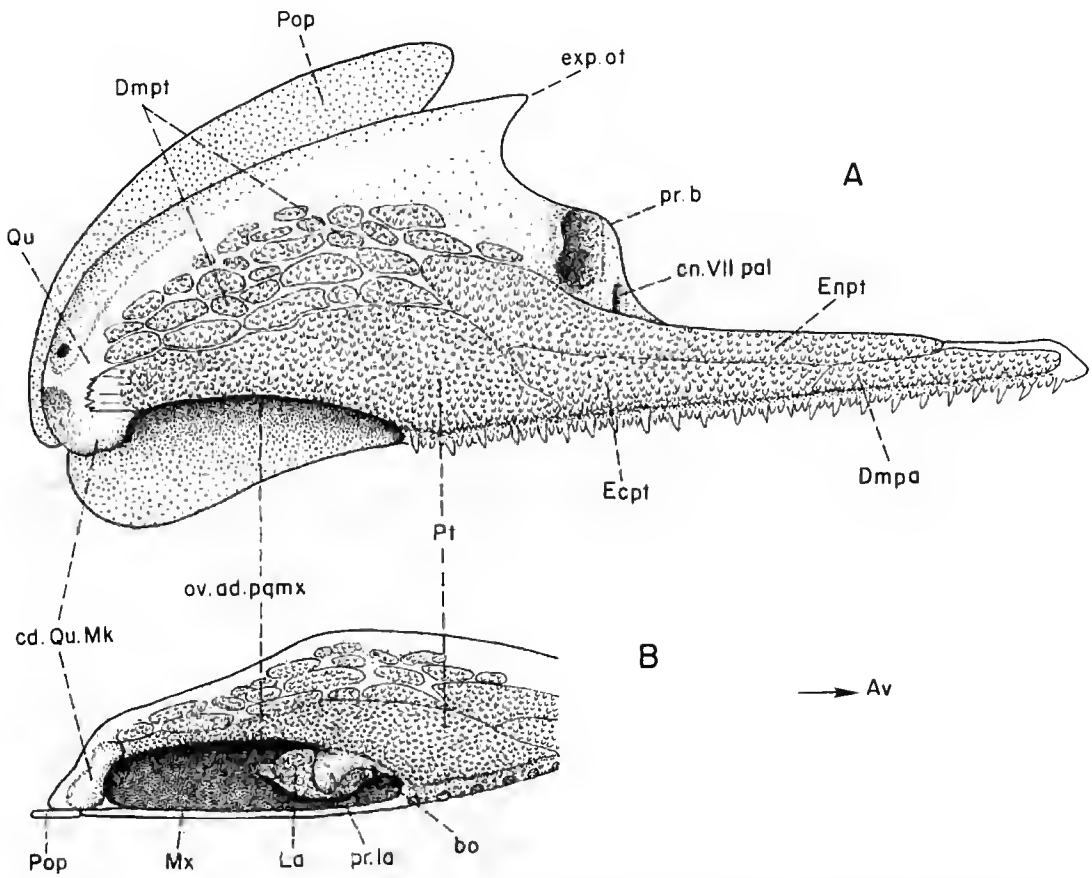


FIG. 11. — Boréosomidés (*Boreosomus* + *Acrorhabdus*). A, reconstitution de la face mésiale gauche du palatocarré et de ses os dermiques en place sur le préopercule et le maxillaire (d'après les spécimens PMUU : P 1009, MAE 68a) ; l'interprétation des os dermiques est celle que proposent ROSEN *et al.* (1981) ; B, vue ventrale partielle de ces mêmes éléments montrant l'ouverture adductrice qui laisse apparaître le labial en connexion avec le processus labial du ptérygoïde.

	Interprétation classique	PEARSON et WESTOLL (1979)	ROSEN *et al* (1981) GARDINER (1984) PRESENT TRAVAIL
ACTINOPTERYGIENS dont Cladistiens	ECTOPTERYGOÏDE	ENTOPTERYGOÏDE	PTERYGOÏDE
RHIPIDISTIENS ACTINISTIENS DIPNEUSTES	ENTOPTERYGOÏDE	ENTOPTERYGOÏDE	
TETRAPODES	PTERYGOÏDE		

FIG. 12. — Les différentes interprétations de l'élément dermique recouvrant partiellement la face mésiale du palatocarré et qui s'observe en vue latérale dans la région de l'ouverture adductrice chez les ostéichthyens.

est l'homologue de l'ectoptérygoïde des tétrapodes et des «rhipidistiens» comme le pensent ROSEN *et al.* (1981), et GARDINER (1984).

Innervation

Pour interpréter le petit orifice (o.VIIpal.p) qui perce le labial de certains spécimens (Fig. 3, pls 1E, 2E), il convient de rechercher comment était innervée la région où se situe cet élément. Les orifices (o.VIIpal.p) qui, chez *Boreosomus reuterskioldi* (Fig. 3, pl. 2C) et *Saurichthys* sp. (Figs 6A, 7), percent la face latérale du ptérygoïde dans la région où se situe le labial, peuvent être interprétés grâce à des observations que j'ai faites, en particulier sur le palatocarré de *B. reuterskioldi* (spécimen SVT 15b), et de *B. gillioti* (spécimen MAE 68a). Chez ce genre (Fig. 11A), un canal (cn.VIIpal) s'observe sur le bord antéro-mésial et à la base du processus basal. Il s'insinue entre l'entoptérygoïde et la région autopalatine du palatocarré, puis chemine vers le bas pour se diviser ensuite en un canal antérieur et un canal postérieur. En rapport avec la présence sous-jacente de ces canaux, des rides (rd.VIIpal.p et rd.VIIpal.a) s'observent sur la face latérale du palatocarré (Fig. 3, pl. 2A). Notons que, chez *Kansasiella eatoni* et sur des paléoniscidés indéterminés du Pennsylvanien du Kansas, POPLIN (1974 : 28, 130; pl. 2) a également observé ces canaux. Le canal postérieur se dirigeant vers le processus labial du ptérygoïde, on peut penser qu'il débouchait dans le ou les orifices situés dans cette région. Comme chez *Polypterus* (ALLIS 1922 : 244, 280) et *Amia* (ALLIS 1897 : 619), ces canaux devaient livrer passage à la branche palatine du nerf facial allant innerver la lèvre supérieure. Dans ces conditions, le petit foramen qui, sur certains spécimens, perce le labial pouvait être emprunté par une ramification postérieure de ce nerf.

Apophyse coronoïde de la mandibule

Dans les formes étudiées ici, (*Boreosomus reuterskioldi* et *Ptycholepis bollensis*), une légère apophyse coronoïde (ap.cor) est présente chaque fois que le bord dorsal du susangulaire (sur-angulaire ou supra-angulaire) est visible (Fig. 2 ; pls 1E– F, 3A, 4D). Je l'ai, par ailleurs, observée chez *Coccocephalus wildi* du Westphalien supérieur d'Angleterre (POPLIN & VÉRAN sous presse, pl. 6G) et chez « *Pygopterus* » *degeeri* du Trias inférieur du Spitsberg. Elle a déjà été mise en évidence par BROUGH (1939 : 43), chez *Luganoia lepidosteoides* et par NIELSEN (1949, Fig. 74), chez *Birgeria groenlandica*. Selon NIELSEN, cette apophyse serait, chez *Birgeria groenlandica*, doublée mésialement par une hypothétique expansion dorsale du cartilage de Meckel, non ossifiée sur les fossiles ; ainsi, il existerait chez les paléoniscoïdes une apophyse coronoïde comparable à celle des « holostéens » : parasémionotidés (STENSIÖ 1932, Fig. 82), *Amia* (ALLIS 1897, Fig. 20) et *Lepisosteus* (PARKER 1882). En réalité, chez *Boreosomus reuterskioldi* où j'ai observé à la fois le susangulaire et l'os de Meckel (pl. 1E, F), ce dernier ne présente pas d'expansion dorsale (pl. 2D, E). Il est donc possible que l'apophyse coronoïde des paléoniscoïdes, formée uniquement par le susangulaire, ne corresponde pas exactement à celle des « holostéens », mais elle en serait l'ébauche. La présence d'un susangulaire est sujette à discussion chez les actinoptérygiens les plus primitifs. Ainsi, chez *Cheirolepis*, PATTERSON (1982) a mis en doute l'existence de cet élément précédemment signalé par LEHMAN (1947 : 19), et par PEARSON & WESTOLL (1979, Fig. 10). De même, chez *Mimia*, GARDINER (1984), conclut à l'absence de cet élément. Selon ces auteurs, il serait apparu au cours de l'évolution des actinoptérygiens. Or, le sus-angulaire est nettement visible sur un exemplaire de *Cheirolepis canadensis* (p. 2991a) que j'ai partiellement dégagé. En accord avec les observations de LEHMAN, de PEARSON & WESTOLL, il est bien développé et son centre de radiation se situe sur le bord postérieur. Partiellement recouvert par le dentalosplénial, il est peu visible en vue latérale. *Cheirolepis* étant considéré par de nombreux caractères comme le plus primitif des actinoptérygiens (PATTERSON 1982, GARDINER 1984), j'admets que le susangulaire est une acquisition de ce groupe. Dans ces conditions, on peut supposer que, chez *Mimia*, il a disparu ou n'a pas été observé.

Chez les cladistiens (ALLIS 1922 ; DAGET 1950), le bord dorsal de la mandibule (Fig. 18) présente également une expansion dorsale (ap.cor) à laquelle ne participe pas le cartilage de Meckel. Cette apophyse coronoïde (généralement nommée « préarticulaire » dans ce groupe) est, selon HOLMGREN & STENSIÖ (1936), constituée par un os dermique, le préarticulaire, de la face mésiale de la mandibule. Selon ALLIS (1922 : 217), elle est formée de deux plaques, une latérale appelée soit splénial (ALLIS *op. cit.*), soit gonial (SCHMÄH 1934), et une mésiale, le préarticulaire, qui sont fusionnées dans leur région antérieure. Maintenant que l'on connaît l'existence d'une expansion dorsale du susangulaire chez les paléoniscoïdes et que l'on admet les affinités des cladistiens avec ce groupe (ROSEN *et al.* 1981 ; PATTERSON 1982), il apparaît probable que l'apophyse coronoïde des polyptères est, comme le pense ALLIS, constituée de deux plaques, mais que la plaque latérale est plutôt l'homologue du susangulaire des paléoniscoïdes.

En définitive, on peut émettre l'hypothèse que l'apophyse coronoïde des paléoniscoïdes représente le type primitif de l'expansion dorsale de la mandibule. Ce type aurait évolué indépendamment chez les cladistiens et chez les « holostéens » : chez les premiers, le sus-angulaire est doublé mésialement par le préarticulaire, chez les seconds, il est renforcé par le cartilage de Meckel et, peut-être, nous le verrons, également par le labial modifié.

RECONSTITUTION DE LA MYOLOGIE DU LABIAL DES PALÉONISCOÏDES

Composition du muscle adducteur de la mandibule

A la suite des travaux de Schaeffer & Rosen (1961), on admet classiquement que, chez les paléoniscoïdes, la masse musculaire adductrice, contenue du vivant de l'animal dans la fosse adductrice palatomaxillaire, était organisée comme chez les chondrostéens actuels (Fig. 13; Danforth 1913; Adams 1919; Souché 1932). Le muscle adducteur doit comprendre (Figs. 13-15) :

– de longues fibres sous-orbitaires (f.so.ad) qui prennent naissance sur la région autopalatine du palatocarré; après un trajet horizontal vers l'arrière, elles se courbent à angle droit pour aller s'insérer dans la fosse adductrice de la mandibule;

– de courtes fibres postorbitaires (f.po.ad.) qui prennent naissance sur la région quadrato-métaptérygoïdienne du palatocarré sur laquelle elles se disposent généralement en éventail avant de s'insérer dans la fosse adductrice de la mandibule.

Lauder (1980a, Fig. 18; 1980b) puis Lauder & Liem (1983 : 107) ont suggéré, en se fondant sur la disposition du muscle adducteur chez *Polypterus*, *Amia* et *Lepisosteus*, que chez les paléoniscoïdes, la masse musculaire est, comme chez les néoptérygiens, composée de trois faisceaux, les fibres postorbitaires se divisent en fibres médianes – profondes – et en fibres postéro-latérales – superficielles. A mon avis, cette hypothèse ne peut être retenue car les poissons actuels sur lesquels se fondent ces auteurs sont très différents des paléoniscoïdes; ils ont, en particulier, une fosse adductrice palatomaxillaire largement ouverte postéro-dorsalement, ce qui permet aux fibres postorbitaires postéro-latérales d'aller s'insérer sur l'hyomandibulaire et l'endocrâne. De plus, les fibres post-orbitaires ne sont pas divisées chez les chondrostéens actuels (Fig. 13) – *Acipenser* et *Polyodon* (Danforth 1913; Adams 1919) – dont la musculature adductrice est enfermée dans la fosse palatomaxillaire comme chez les fossiles.

En conséquence, le muscle adducteur doit être composé seulement de deux faisceaux comme l'admettent Schaeffer & Rosen (1961). Cependant, parmi les paléoniscoïdes, le cas de *Ptycholepis bollensis* est une exception. En effet, chez ce paléoniscoïdes tardif, le rebord postéro-dorsal du palatocarré est interrompu, ce qui ménage une ouverture (ov.ad.d, Fig. 4), par où doivent s'échapper certaines fibres postorbitaires superficielles s'insérant sur une crête saillante (cr.ad) de l'hyomandibulaire (pl. 4 D). Les ptycholépidés et les boréosomidés constituent sans doute un ensemble monophylétique (Aldinger 1937; Wenz 1967) qui peut être considéré comme le groupe-frère des néoptérygiens (Véran 1988a). Seuls les ptycholépidés présentent une fosse palatomaxillaire ouverte postéro-dorsalement comme les néoptérygiens. On doit donc admettre que ce caractère, qui a permis la différenciation d'un troisième faisceau adducteur, est apparu au moins deux fois au cours de l'évolution des actinoptérygiens. Ce parallélisme est certainement lié au redressement de l'hyomandibulaire qui s'était produit dans le morphotype ancestral de l'ensemble ptycholépiformes + néoptérygiens (Véran 1988a).

Disposition des fibres musculaires adductrices par rapport au labial

Chez les paléoniscoïdes, le labial devait modifier la trajectoire de certaines fibres réfléchies. Rappelons que les fibres « réfléchies » sont celles qui, après un certain parcours, changent de direction en prenant appui sur une surface de glissement (Barone 1968). Toutes les fibres sous-

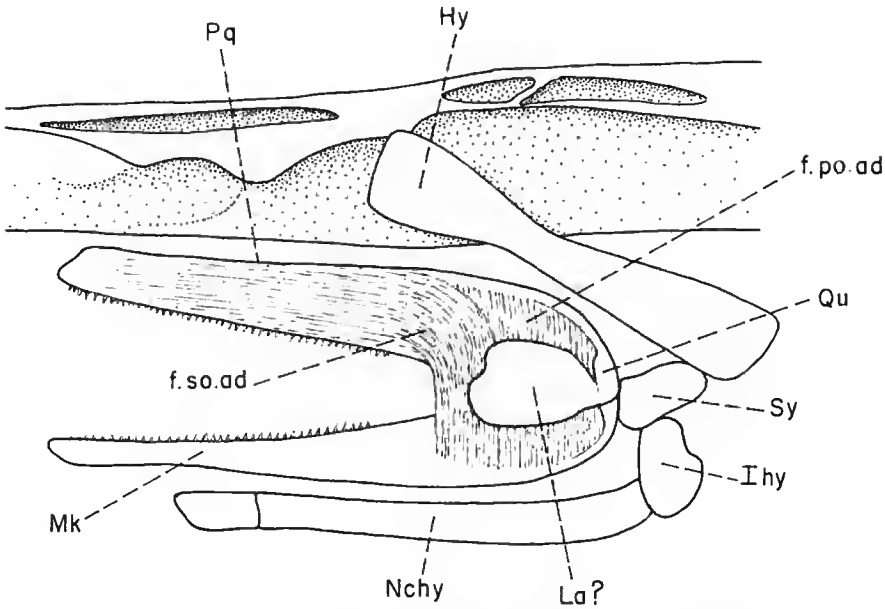


FIG. 13. — Chondrostéen actuel, vue latérale partielle de la tête de *Polyodon* montrant l'arc mandibulaire associé aux deux faisceaux du muscle adducteur de la mandibule (d'après ADAMS 1919, pl. I, Fig. 4 ; DANFORTH 1913, Fig. 2). L'hypothétique labial est une reconstitution composite d'après les figures de BRIDGE (1879, Fig. 8) et de VAN WIJHE (1882, Fig. 4).

orbitaires étaient réfléchies puisqu'elles prenaient naissance en avant de l'ouverture adductrice de la fosse palatomaxillaire. Quant aux fibres postorbitaires, la proportion de leurs fibres réfléchies par rapport aux fibres directes dépend de la longueur de l'ouverture adductrice. Ainsi, dans le « type *Saurichthys* », où l'ouverture adductrice est très développée par rapport à la longueur de la région quadrato-métaptérygoïdienne, la proportion des fibres réfléchies est beaucoup moins importante que dans le « type *Boreosomus* ». Les relations des fibres réfléchies avec le labial dépendent essentiellement de la position et des proportions de cet élément par rapport à l'ouverture adductrice. En se fondant sur ces caractères, on peut proposer deux reconstitutions qui correspondent aux deux types morphologiques précédemment définis. Pour effectuer ces reconstitutions, j'ai également tenu compte de la position du labial par rapport à la profondeur des zones d'insertion ou de passage des fibres musculaires ainsi que de l'orientation des sillons marquant le passage des fibres sur le labial.

« *Type Boreosomus* » (Fig. 14). Le labial était sans doute situé sur le trajet :

– d'une partie des fibres sous-orbitaires (f.so.ad.d) : celles qui s'insèrent le plus profondément et le plus dorsalement sur la région autopalatine ; elles doivent se courber presque orthogonalement sur la face latérale du labial en prenant appui sur sa partie la plus renflée ;

– d'une partie des fibres postorbitaires (f.po.ad.a) : celles qui s'insèrent sur la région quadrato-métaptérygoïdienne située en avant et au-dessus de la moitié antérieure du labial ; elles doivent s'infléchir sur le labial en décrivant une large courbe ; les plus antérieures, qui sont les plus superficielles, doivent passer sur sa face latérale tandis que la majorité des autres doivent

passer sur sa face mésiale. Quant aux fibres sous-orbitaires (f.so.ad.v) qui s'insèrent le plus ventralement et le plus superficiellement sur la région autopalatine, elles doivent se courber à angle droit, en avant du labial, passant entre la crête maxillaire et le processus labial. Cette région du ptérygoïde, épaissie par un bourrelet (bo ; Fig. 2), supporte la forte pression qu'exercent ces fibres lors de la fermeture de la bouche. Les fibres postorbitaires (f.po.ad.p) qui prennent naissance en arrière et au-dessus de la moitié postérieure du labial dans la région quadrato-métaptérygoïdienne la plus profonde, doivent aller directement s'insérer sur la mandibule, soit dans la fosse musculaire adductrice pour la majorité d'entre elles, soit sur l'apophyse coronoïde pour les fibres les plus superficielles.

« *Type Saurichthys* » (Fig. 15). Le labial est sans doute situé sur le trajet de l'ensemble des seules fibres sous-orbitaires. Ces fibres doivent être organisées en deux corps charnus successifs que relient un tendon. Cette interprétation m'est dictée par le fait que la face latérale du labial (Fig. 5) est traversée par une profonde gouttière dans laquelle pouvait coulisser un tendon lors de l'ouverture et la fermeture de la bouche. Ce type de muscle, qualifié de « digastrique » chez les mammifères (BARONE 1968), existe chez certains chondrichthyens actuels, ce qui est, en particulier, le cas des fibres sous-orbitaires (preorbitalis) qui présentent un tendon dans la région de la commissure des lèvres chez *Somniosus* (LUTHER 1909, Fig. 15 ; SOUCHÉ 1932), *Centroscymnus* et *Pristis* (LUTHER 1909, Figs 10, 47). Après s'être infléchi sur le labial, un tel tendon devait à nouveau changer de direction en passant sur la trochlée (trch) de l'os de Meckel qui constitue le bord antérieur de l'ouverture adductrice de la mandibule (Figs 6C, 7). En effet, il est probable que la partie antérieure, allongée en gouttière (gt.fo.ad), de la fosse musculaire de

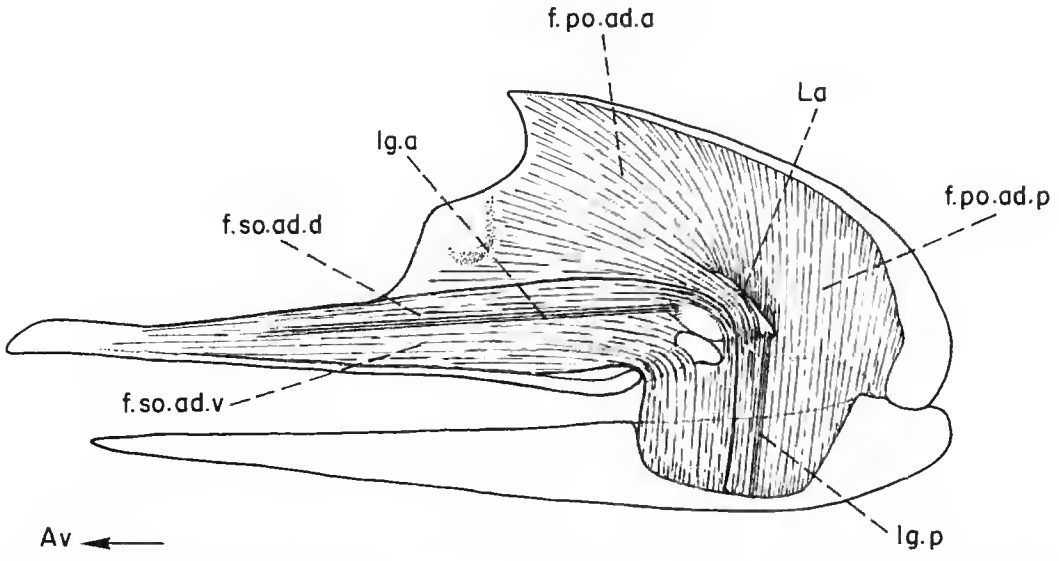


FIG. 14. — *Boreosomus*, essai de reconstitution de la musculature adductrice de la mandibule et de ses rapports avec le labial. Les fibres post-orbitaires les plus superficielles, celles qui terminaient leur course sur l'apophyse coronoïde du susangulaire, ne sont pas représentées.

la mandibule contenait le corps charnu terminal de ces fibres (Fig. 15). Quant aux fibres postorbitaires, étant donné la grande longueur de l'ouverture adductrice, elles pénètrent pour la plupart directement dans la fosse musculaire de la mandibule. Les plus antérieures (f.po.ad.a) doivent cependant se courber, mésialement au labial, autour d'une sorte de pivot formé par la base du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire (ba, Fig. 6A, pl. 6B).

Selon l'hypothèse précédemment formulée, il existe primitivement un « type paléonisciforme », (Fig. 9), où le labial s'articule sur la marge antérieure de l'ouverture adductrice, laquelle occupe le tiers postérieur de la longueur (c) de la région quadrato-métaptérygoïdienne. Dans ce type, le labial se trouve sur le trajet de l'ensemble des fibres sous-orbitaires, comme chez *Saurichthys*, et, sans doute, d'une partie des fibres postorbitaires, l'ouverture adductrice étant peu développée par rapport à la zone d'insertion de ces fibres.

LIGAMENT

Les apophyses (ap.lg.a, ap.lg.p) et/ou les cavités (ca.lg) que présente le labial chez *Boreosomus reuterskioldi* (Figs 1, 2, 3), *Ptycholepis bollensis* (Fig. 4), et *Saurichthys* sp. (Fig. 5), pouvaient servir de point d'attache soit à des tendons des fibres musculaires adductrices interrompues au niveau du labial, soit à des ligaments maintenant le labial sur la surface articulaire du ptérygoïde. Cette dernière hypothèse me paraît plus probable; elle est fondée sur une observation que j'ai faite chez *Saurichthys* sp.

Ainsi, dans le « type *Saurichthys* » (Fig. 15), un processus très saillant (pr.lg), orienté vers l'avant et le haut, s'observe sur la paroi postérieure de la fosse adductrice de l'os de Meckel

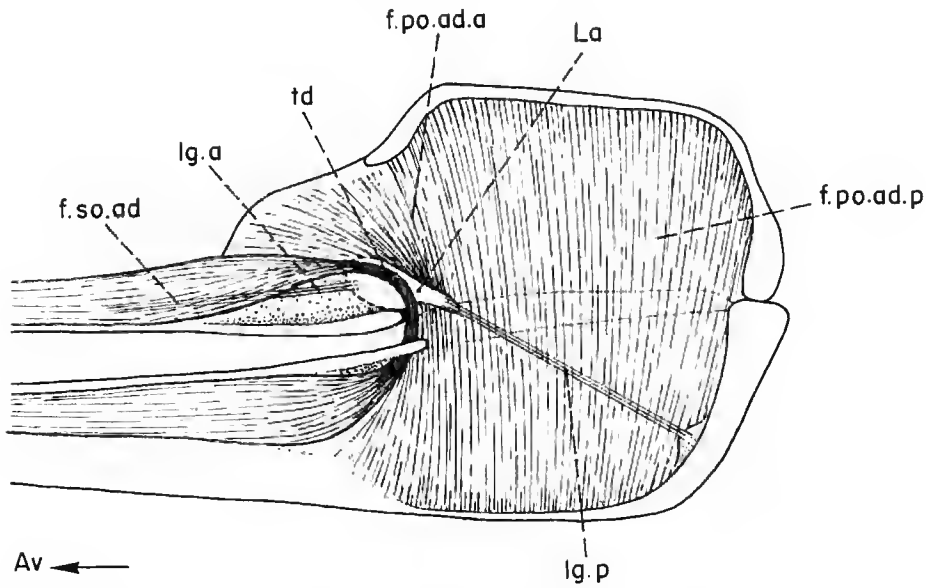


FIG. 15. — *Saurichthys*, essai de reconstitution de la musculature adductrice de la mandibule et de ses rapports avec le labial.

(Fig. 7, pl. 6A). Étant donné l'emplacement et l'orientation d'un tel processus, il est difficile d'y voir le lieu d'insertion d'un tendon du muscle adducteur de la mandibule ; en effet, pour que les fibres de ce muscle travaillent efficacement, elles doivent logiquement s'insérer perpendiculairement au bras de levier représenté par la mandibule. Aussi peut-on penser que, sur ce processus, ne s'attachent pas des fibres adductrices, mais un ligament (lg.p) provenant de la très longue apophyse postérieure du labial, laquelle doit donc s'orienter postéro-ventralement comme le ligament postérieur. Dans ces conditions, on doit admettre qu'un ligament antérieur (lg.a) relie de même le labial à la région autopalatine ; il doit s'insérer à l'avant du labial sur la partie non conservée.

Dans le « type *Boreosomus* » (Fig. 14), une telle disposition ligamentaire peut être transposée quoiqu'aucun processus d'insertion ligamentaire soit discernable dans la fosse adductrice de la mandibule. Mais, pour des raisons mécaniques et du fait que l'apophyse postérieure est très nettement orientée vers le bas, en particulier chez *Ptycholepis bollensis* (Fig. 4), il est probable que le ligament reliant le labial à la mandibule s'oriente parallèlement aux fibres musculaires. Le ligament antérieur doit s'attacher sur la légère apophyse antérieure et/ou dans les cavités antérieures du labial.

ANALYSE MORPHO-FONCTIONNELLE DU LABIAL DES PALÉONISCOÏDES

Avant d'aborder ce sujet, quelques notions de biomécanique (BARONE 1968 ; HAINAUT 1976) doivent être rappelées. Lors de la contraction musculaire, les deux extrémités d'un muscle ne se déplacent pas de manière équivalente. C'est au niveau de sa partie terminale, celle qui est la plus mobile, que le muscle exerce plus particulièrement sa puissance. En se contractant, la musculature adductrice agit sur la mandibule directement par ses fibres rectilignes et indirectement par ses fibres réfléchies qui n'exercent leur action qu'à partir de leur point de déflexion, la force musculaire étant renvoyée par le point d'appui sur la partie terminale des fibres insérées sur la mandibule. Dans les deux essais de reconstitution musculaire que je propose (Figs 14, 15), les fibres réfléchies changent de direction en prenant appui, d'une part sur le labial, d'autre part, soit sur le flanc postéro-dorsal (bo, Fig. 2) de la crête maxillaire du ptérygoïde (*Boreosomus*), soit à la base (ba, Fig. 6A) du flanc postéro-dorsal de cette crête (*Saurichthys*). Par rapport à ces deux points de déflexion, le labial est caractérisé par sa mobilité.

Dans le « type *Boreosomus* » où cette mobilité est la plus évidente, la surface articulaire du labial et celle du processus labial du ptérygoïde sont allongées dans le même sens, formant deux arcs de cercle à courbure opposée. Le labial peut donc rouler, comme un « rocking-chair », sur la surface articulaire du processus labial. Lorsque la bouche s'ouvre (Fig. 16A), il roule vers l'arrière et le bas, entraîné par l'étirement des fibres musculaires et par la traction de son ligament postérieur qu'engendre l'abaissement de la mandibule. Cet abaissement est dû à la contraction successive des muscles ventro-latéraux, sternohyoïdien et géniohyoïdien (TCHERNAVIN 1953 ; VÉRAN 1988b). Lorsque la bouche se ferme (Fig. 16B), le labial se trouve donc en bonne position pour rouler en sens inverse – vers le haut et l'avant – sous l'effet de la contraction des fibres adductrices qui l'enserrent, accompagnant ainsi leur déplacement. La faible amplitude du mouvement du labial doit être à peu près équivalente au déplacement dû à la contraction des fibres adductrices. En effet, le labial étant assez proche de l'articulation des mâchoires, l'amplitude

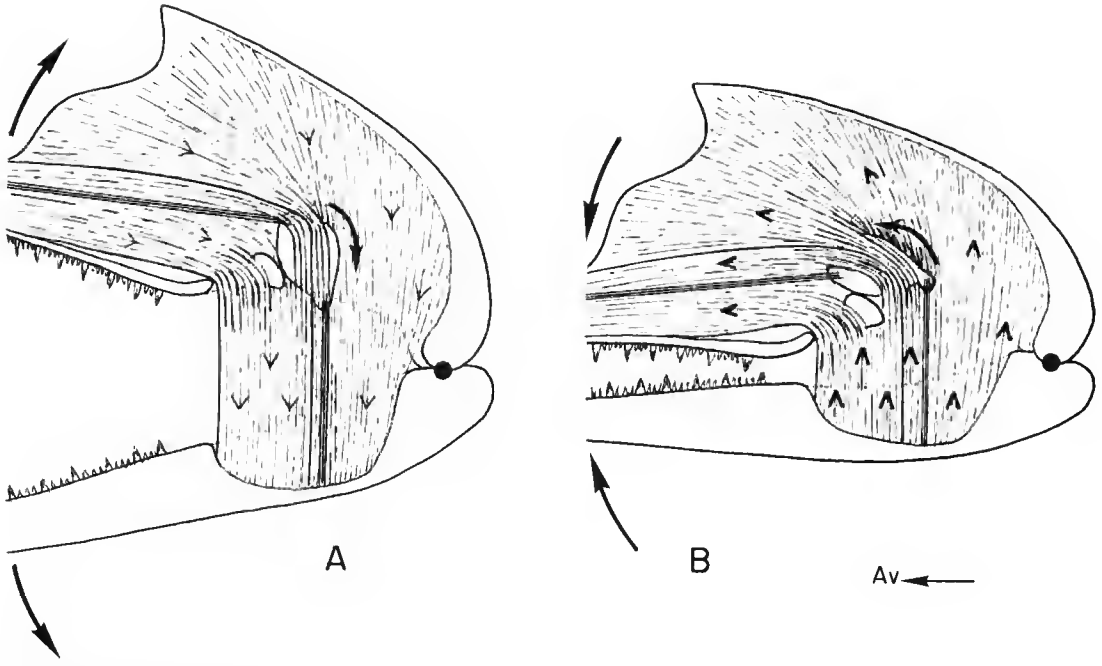


FIG. 16. — *Boreosomus*, essai de reconstitution des mouvements du labial. A, lors de l'ouverture de la bouche ; B, lors de sa fermeture.

de la contraction nécessaire pour rapprocher la mandibule de la mâchoire supérieure est peu importante à son niveau.

Dans le «type *Saurichthys*», le mouvement du labial devait être plus complexe, sa surface articulaire étant allongée perpendiculairement à celle du ptérygoïde : son déplacement résulte d'un important glissement et d'un léger roulement. Lorsque la bouche s'ouvre (Fig. 17A), le labial se déplaçe sans doute vers l'arrière et le bas, principalement sous l'effet de la contraction de son ligament postérieur. Il se trouve alors en bonne position pour, lorsque la bouche se ferme (Fig. 17B), effectuer un mouvement inverse de glissement et de roulement. L'amplitude de ce déplacement doit être moins importante que celle de la contraction musculaire. En effet, la présence d'une profonde gouttière sur le labial conduit à penser que l'hypothétique tendon intercalé entre les deux corps charnus des fibres sous-orbitaires devait, malgré le mouvement du labial, coulisser dans cette gouttière. Ceci s'accorde avec le fait que, le labial étant éloigné de l'articulation des mâchoires, la distance parcourue à son niveau par la mandibule lors de son adduction est importante, ce qui exige une contraction musculaire plus ample que dans le «type *Boreosomus*».

En biomécanique (BARONE 1966, 1968 ; HAINAUT 1976), on a l'habitude de comparer toutes les surfaces où s'effectue la déflexion des muscles à des poulies de renvoi. Maintenant que, chez certains paléoniscoïdes, on connaît un tel labial mobile, seul cet élément peut être vraiment

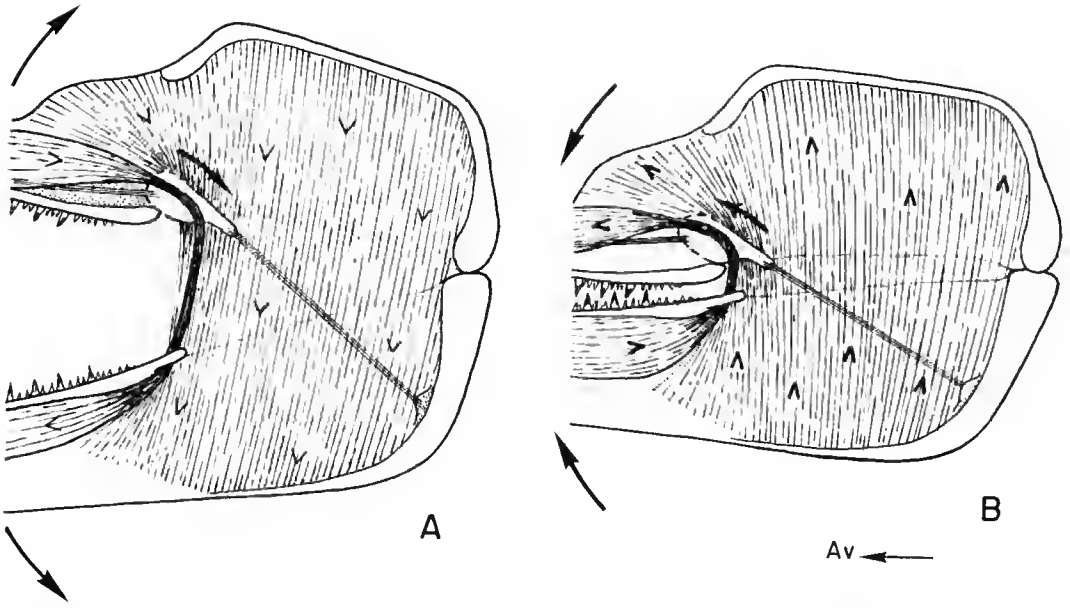


FIG. 17. — *Saurichthys*, essai de reconstitution des mouvements du labial. A, lors de l'ouverture de la bouche ; B, lors de sa fermeture.

comparé à une poulie de renvoi puisqu'il pivote réellement autour d'un axe fixe. Lors de la fermeture de la bouche, le rôle de cette poulie est de renvoyer avec un bon rendement la force de la contraction musculaire sur la mandibule puisque son mouvement accompagne plus ou moins le déplacement des fibres. En revanche, sur les autres points de déflexion, eux fixes, une partie de la force musculaire est absorbée par le frottement des fibres et des tendons. Il faut noter qu'un frottement se produit lorsque le labial se déplace sur le ptérygoïde ; mais, étant donné la présence de cartilage articulaire, ce frottement doit être négligeable par rapport à celui qu'aurait engendré le glissement des fibres sur une surface fixe.

Le labial de « type *Boreosomus* » doit être plus performant que celui de « type *Saurichthys* ». En effet, il défléchit un plus grand nombre de fibres adductrices. De plus, il renvoie presque toute la force musculaire en minimisant les frottements, et cela pour deux raisons :

– l'amplitude de son déplacement doit correspondre à celle de la contraction musculaire alors que le labial de « type *Saurichthys* » se déplace sans doute moins que les fibres ;

– son roulement sur le ptérygoïde doit absorber moins d'énergie que le glissement du labial de « type *Saurichthys* ».

En définitive, la musculature adductrice des paléoniscoïdes étant enfermée dans une fosse palatomaxillaire bien développée en avant de l'ouverture adductrice, le labial joue un rôle non négligeable, en augmentant le rendement des fibres réfléchies, en particulier des fibres sous-orbitaires. Ces poissons étant des prédateurs qui capturent les proies en les saisissant par des longues mâchoires et une bouche bien fendue vers l'arrière, le labial doit améliorer la force de la préhension.

ORIGINE DU LABIAL DES PALÉONISCOÏDES

Le labial présente une texture compacte. Il semble n'appartenir à aucun des deux types d'ossification, dermique et enchondrale, que l'on distingue généralement chez les paléoniscoïdes (NIELSEN 1942, Fig. 2; PATTERSON 1977). En effet, les os d'origine dermique sont en forme de plaque dont une face est lisse et l'autre ornementée ou dentée; les os d'origine enchondrale, eux, sont formés d'une masse spongieuse recouverte par une enveloppe osseuse à structure lamellaire.

D'après son rôle et ses relations avec la musculature adductrice, on peut supposer que l'os labial est une ossification d'origine tendineuse. Ainsi s'expliquerait la forme variable de cet élément chez *Boreosomus reuterskioldi* et *Ptycholepis bollensis*, où j'ai pu observer le labial sur plusieurs spécimens. Il peut être comparé aux os sésamoïdes que l'on connaît chez les mammifères, en particulier dans le carpe (BARONE 1966, 1968). Ces ossifications se développent dans l'épaisseur des tendons au niveau où ceux-ci subissent de fortes pressions mécaniques, notamment à leur point de déflexion. Selon BARONE (1968 : 403), «les tendons s'élargissent et se renflent en devenant plus durs. Ils peuvent même prendre la texture hyaline ou fibro-cartilagineuse. Lorsque l'ossification envahit de tels nodules, on assiste au développement de sésamoïdes». Ainsi, les ossifications tendineuses peuvent procéder d'une ébauche cartilagineuse. L'hypothèse formulée ici sur l'origine du labial n'est donc pas incompatible avec le fait que cet élément ne s'ossifie pas toujours chez les paléoniscoïdes. Cette hypothèse est étayée par l'existence d'un autre élément d'origine tendineuse chez les paléoniscoïdes. Chez *Acrorhabdus* sp. (pl. 6D) et chez *Boreosomus reuterskioldi*, j'ai mis en évidence un parahyoïde (urohyal) qui, présent chez les polyptères (FUCHS 1929) et d'autres actinoptérygiens actuels (DAGET 1964; KUSAKIA 1974), est connu pour avoir cette origine (RIDEWOOD 1904; DE BEER 1937) : il se forme en relation avec les muscles sternohyoïdiens insérés sur les ceintures pectorales et les hypohyaux. Le parahyoïde (Phy) des boréosomidés (pl. 6D) est un élément en forme d'Y situé entre les deux néocératohyaux (pour ce terme voir VÉRAN 1988b, cératohyaux des auteurs), ventralement aux basibranchiaux. Il est constitué de deux tigelles osseuses qui divergent antérieurement vers chacun des hypohyaux et qui, postérieurement, se réunissent sur la ligne médiane sans toutefois se souder. Ces tigelles doivent correspondre aux tendons eux-mêmes, ossifiés sur une certaine longueur, des deux muscles sternohyoïdiens dont elles devaient renforcer l'insertion. Ce type de parahyoïde est tout à fait comparable à celui du polyptère (FUCHS 1929; JARVIK 1954, Fig. 10). Cette observation montre donc que le parahyoïde existait primitivement chez les actinoptérygiens, sa présence n'est donc pas une spécialisation des téléostéens comme le pensent ARRATIA & SCHULTZE (1990). De plus, elle peut relancer le débat soulevé par PATTERSON (1977) sur la double origine de cet élément; mais, ce problème dépassant le cadre du labial, je le discuterai dans un prochain travail sur l'endosquelette des actinoptérygiens du Spitsberg.

LES HOMOLOGIES POSSIBLES DU LABIAL CHEZ LES ACTINOPTÉRYGIENS ACTUELS

L'existence d'un os labial étant maintenant établie chez les paléoniscoïdes, on peut rechercher ce qu'il est devenu chez les actinoptérygiens actuels où les mâchoires ne présentent aucun élément jouant le rôle d'une poulie de renvoi.

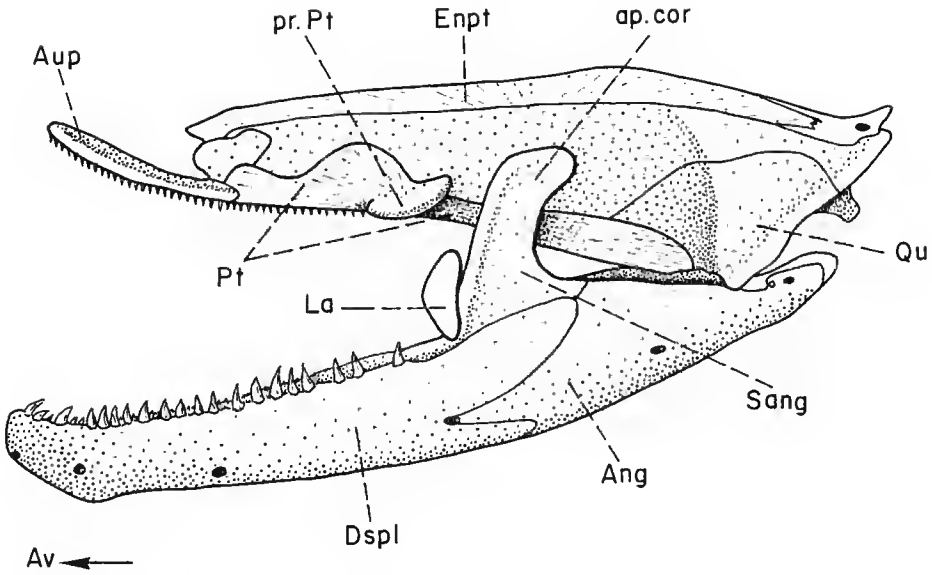


FIG. 18. — *Polypterus* adulte, le palatocarré associé à ses os dermiques et la mandibule en vue latérale gauche (modifié d'après ALLIS 1922, Fig. 29, 31). Le cartilage labial a été remis en place après avoir été extrait du tissu conjonctif des lèvres (reconstitution personnelle).

CLADISTIENS (BRACHIOPTERYGIENS)

Les polyptères adultes (Fig. 18), présentent dans la région de la commissure des lèvres, un cartilage labial enveloppé dans le tissu conjonctif des lèvres (VAN WIJHE 1882; ALLIS 1900, 1922; DAGET 1950). Ce cartilage a toujours intrigué les observateurs par son inutilité fonctionnelle. D'après mes propres observations sur un *Polypterus* sp., le cartilage labial a une forme en croissant à la convexité dirigée vers l'avant. Sur la planche 6E, F, il apparaît ovale car il s'est racorni lors de sa préparation pour la photographie au MEB. Il est situé sur le bord antérieur de l'apophyse coronoïde de la mandibule, en arrière d'un processus latéral (pr.Pt) du ptérygoïde (généralement appelé «ectoptérygoïde». Le tissu conjonctif des lèvres le relie dorsalement au sommet de l'apophyse coronoïde et ventralement aux ligaments des replis labiaux. Il n'a aucune relation avec la musculature adductrice. Lorsque la bouche s'ouvre ou se ferme, le bord antérieur du cartilage labial ou plus exactement son enveloppe de tissu conjonctif coulisse sur le bord postéro-ventral du processus latéral du ptérygoïde (ALLIS 1900, 1922). Chez la larve, le cartilage labial apparaît au stade de 9,1 mm (DAGET *et al.* 1964) entre le palatocarré et le cartilage de Meckel, latéralement à ces éléments qui, eux, se sont mis en place plus précocement. Chez des larves plus âgées (BUDGETT 1902; MOY-THOMAS 1933; PEHRSON 1947), il prend une forme en croissant (Fig. 19).

A la lumière de ce que l'on connaît maintenant chez les paléoniscoïdes, on peut penser que ce cartilage représente un vestige non fonctionnel de l'os labial. En effet, ces éléments ont, dans les deux groupes, la même position lorsque les mâchoires sont fermées. De plus, ils sont

en contact, soit permanent (paléoniscoïdes), soit intermittent (cladistiens), avec une expansion latérale du ptérygoïde. Une telle dégénérescence du labial est certainement liée aux modifications qui, au cours de l'évolution, ont affecté la musculature adductrice de ce groupe. En effet, les fibres postorbitaires, qui se sont différenciées en trois faisceaux, s'insèrent postéro-dorsalement à l'ouverture adductrice, non seulement sur la région postérieure du palatocarré, mais également sur l'endocrâne, le parasphénoïde et l'hyomandibulaire (ADAMS 1919; ALLIS 1922; SOUCHE 1932). L'augmentation du nombre de ces fibres est sans doute responsable de la disparition des fibres sous-orbitaires (LAUDER 1980a, b) qui, réfléchies, sont moins performantes. On peut expliquer ainsi la présence d'un labial vestigial chez les cladistiens.

ACIPENSERIFORMES

Les polyodontidés sont les chondrostéens actuels dont les mâchoires ont conservé le plus de caractères ancestraux. Chez *Polyodon* (BRIDGE 1879 : 702, Fig. 8; GRANDE & BEMIS 1991, Fig. 13; VAN WIJHE 1882, Fig. 4) et *Psephurus* (TATARKO 1937, Fig. 7) existe un curieux élément (La?, Fig. 13), aplati mésiolatéralement en forme de feuille, qui, latéral à la musculature adductrice, est plaqué sur la face mésiale du maxillaire. Selon ces auteurs, il représenterait une expansion antérieure du rebord postéro-latéral du carré. Or, on ne connaît aucun poisson où le palatocarré recouvre latéralement une partie de la musculature adductrice. D'après la figure qu'en donne VAN WIJHE (1882, Fig. 4), on peut y voir plutôt un élément accolé au carré. Ainsi pourrait-on expliquer que, dans la première description de *Polyodon*, TRAQUAIR (1877, Fig. 1) n'ait pas signalé cet élément : lors de la dissection il s'était sans doute détaché du palatocarré en même temps que le maxillaire. Un tel élément, qui n'existe pas chez les acipenséridés (TATARKO

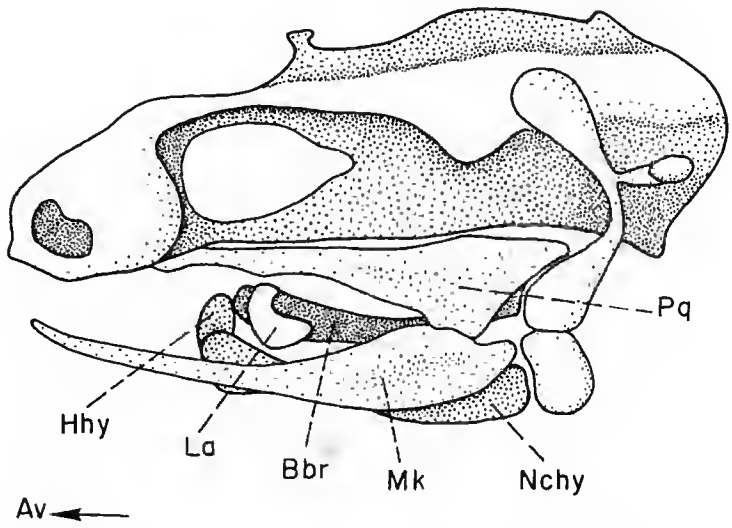


FIG. 19. — Larve de 30 mm de *Polypterus senegalus*, vue latérale de la tête montrant le cartilage labial entre les ébauches du palatocarré et du cartilage de Meckel (modifiée d'après BUDGETT 1902, Fig. 1).

1936 ; JOLLIE 1980) peut être interprété comme le vestige du labial des paléoniscoïdes car il occupe à peu près la même position. Cette possible dégénérescence du labial chez *Polyodon* et *Psephurus*, ainsi que sa perte chez les acipensérídés sont certainement liées à la réduction des mâchoires et de leur musculature, réduction qui est la plus poussée chez les acipensérídés. Cette évolution est liée au mode d'alimentation de ces poissons qui, devenus benthiques, absorbent par succion de petites particules de nourriture.

NÉOPTÉRYGIENS

Chez les parasémionotidés (STENSIÖ 1932, Fig. 28), de même qu'actuellement chez *Amia* (BRIDGE 1877; ALLIS 1897) et *Lepisosteus* (PARKER 1882; MAYHEW 1924; HOLMGREN 1937), le cartilage de Meckel présente une apophyse coronoïde très élevée (ap.cor, Fig. 20). Selon VAN WIJHE (1882) cette apophyse pourrait être formée par un élément indépendant, sans doute homologue du cartilage labial des polyptères, qui se serait soudé au cartilage de Meckel. Cet auteur fonde son hypothèse sur le fait qu'il a observé un élément cartilagineux participant à l'apophyse coronoïde, sur un individu adulte de *Lepisosteus*. La présence d'un labial chez les paléoniscoïdes plaide en faveur de l'hypothèse de VAN WIJHE, étant donné que cet élément occupe à peu près la même position que l'apophyse coronoïde des « holostéens ». Mais, sur des larves de *Lepisosteus* (HOLMGREN 1937; DE BEER 1937) et d'*Amia* (PEHRSON 1922), aucun auteur ne confirme cette hypothèse : l'apophyse coronoïde apparaîtrait progressivement comme une expansion dorsale du cartilage de Meckel. Cependant, les figures des larves d'*Amia*, aux stades 9, 10 et 12, que PEHRSON (1922, Figs 10, 12, 14) a publiées semblent montrer que l'apophyse coronoïde pourrait être en partie constituée par un élément indépendant qui se serait soudé au cartilage de Meckel (Fig. 21A,

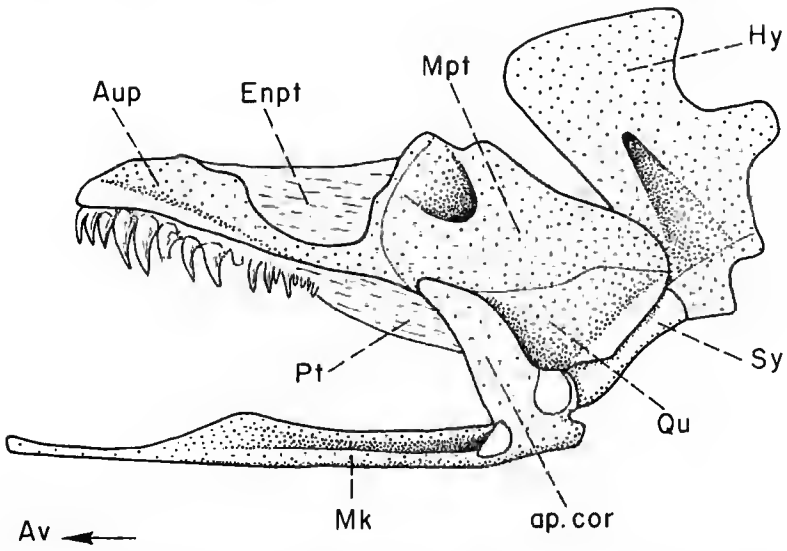


FIG. 20. — *Amia calva*, vue latérale du palatocarré et du cartilage de Meckel dont l'apophyse coronoïde, très développée, occupe à peu près la même position que le labial des paléoniscoïdes (simplifié d'après ALLIS 1897, Fig. 2).

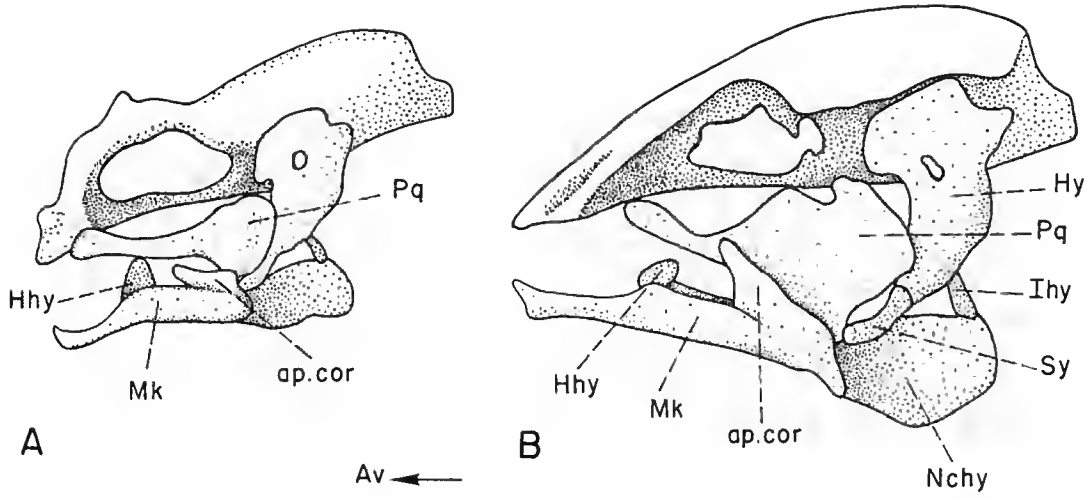


FIG. 21 — Larves d'*Amia calva*, vue latérale de la tête montrant l'ébauche de l'apophyse coronoïde (d'après PEHRSON 1922, Figs 10, 14). A, stade 9 (larve de 14 mm); B, stade 12 (larve de 20 mm).

B). D'autre part, la base de cette apophyse doit se former à partir du cartilage de Meckel; en effet, à un stade plus précoce (stade 6, larve de 10 mm), une légère expansion dorsale de ce cartilage est nettement visible sur la figure 7 de PEHRSON. L'observation de VAN WIJHE demande à être vérifiée par de nouvelles études embryologiques. Si elle se révélait exacte, elle expliquerait d'une manière satisfaisante ce qu'est devenu le labial chez les «holostéens».

Lors du passage à la structure holostéenne, la fosse adductrice palatomaxillaire s'est modifiée :

1) elle s'est ouverte postéro-dorsalement par suite du redressement de l'hyomandibulaire (SCHAEFFER & ROSEN 1961);

2) son ouverture adductrice s'est allongée par le fait du raccourcissement de la fente buccale.

Corrélativement, la musculature s'est transformée. Les fibres postorbitaires ayant accru leur surface d'insertion se sont différenciées en fibres médianes profondes et en fibres postéro-latérales, superficielles, qui prennent naissance sur l'hyomandibulaire et l'endocrâne. Les fibres sous-orbitaires, moins efficaces, se sont alors modifiées et ont perdu leur rôle adducteur (LAUDER 1980a, b). Notons que chez *Amia*, ces fibres sont généralement appelées *levator maxillae superioris* à la suite d'ALLIS (1897). Le labial ayant perdu son rôle de poulie pour les fibres réfléchies, en particulier les fibres sous-orbitaires, a pu alors s'intégrer à la mandibule pour accroître l'efficacité des fibres postorbitaires maintenant plus nombreuses. En effet, un processus coronoïde très élevé augmente d'une part la surface d'insertion des fibres postorbitaires sur la mandibule, d'autre part le moment de la force (SCHAEFFER & ROSEN 1961 : 193; LAUDER 1979 : 576).

Chez les téléostéens, les fibres sous-orbitaires ont complètement disparu (LAUDER 1980a, b) alors que les fibres postorbitaires les plus superficielles ont perdu leur insertion sur l'apophyse coronoïde et s'attachent désormais sur un fort ligament mandibulo-maxillaire (SCHAEFFER &

ROSEN 1961, Fig. 3C). L'apophyse coronoïde, beaucoup moins développée, est alors presque exclusivement constituée par des os dermiques (dentaire et angulaire) et le cartilage de Meckel ne présente qu'une faible expansion dorsale (HAINES 1937; FRANCILLON 1974). Dans ces conditions, l'hypothétique composant labial du processus coronoïde des « holostéens » a pu disparaître. D'ailleurs, aucune étude embryologique n'a fait mention de la présence d'un composant d'origine tendineuse participant à la formation du processus coronoïde. Il convient de remarquer que la mandibule des téléostéens (DE BEER 1937; HAINES 1937, Fig. 4; DAGET 1964; FRANCILLON 1974, 1977, Fig. 9) présente un petit élément (sésamoïde articulaire ou coronomeckelien selon les auteurs), qui, situé dans la fosse adductrice de la mandibule, doit être vu comme une ossification de tendon (DE BEER 1937; FRANCILLON 1974). Un tel élément ne peut être l'homologue vestigial du labial, puisque, chez le polyptère, il coexiste avec le cartilage labial (ALLIS 1922; HAINES 1937).

CONCLUSION

Chez les paléoniscoïdes, la présence d'un labial améliorant le rendement des fibres réfléchies du muscle adducteur de la mandibule, en particulier des fibres sous-orbitaires, est lié aux caractères primitifs de la région buccale. En effet, ces actinoptérygiens primitifs fossiles possèdent de longues mâchoires, une bouche bien fendue vers l'arrière et un hyomandibulaire très incliné vers l'avant. Or, ces caractères impliquent que le muscle adducteur de la mandibule est enfermé dans une fosse palatomaxillaire très allongée en avant de l'ouverture adductrice et peu développée postéro-dorsalement. De ce fait, les fibres musculaires réfléchies sont très nombreuses par rapport à celles qui travaillent en traction directe. Chez les actinoptérygiens actuels, le labial a subi une évolution régressive liée aux modifications qui ont affecté la musculature adductrice de la mandibule. Ainsi, chez les chondrostéens actuels, sa dégénérescence (polyodontidés) ou sa disparition (acipenseridés) pourrait être due à la réduction de la musculature adductrice : ces poissons absorbant leur nourriture par succion.

Le labial est vestigial chez les cladistiens (brachioptérygiens), il est peut-être incorporé à apophyse coronoïde chez les « holostéens », il a disparu chez les téléostéens. Chez ces groupes, la régression du labial est liée à la disparition des fibres réfléchies, en particulier des sous-orbitaires, et à l'augmentation des fibres postorbitaires à traction directe. Ces modifications de la musculature adductrice sont corrélatives du redressement de l'hyomandibulaire qui s'est produit indépendamment chez les cladistiens et chez les néoptérygiens. En effet, par suite de ce redressement, la fosse adductrice palatomaxillaire s'est ouverte postéro-dorsalement permettant ainsi la différentiation de nombreuses fibres postorbitaires directes qui ont accru leur surface d'insertion en allant s'attacher sur l'endocrâne et l'hyomandibulaire.

Chez les néoptérygiens (holostéens + téléostéens), la modification de la musculature adductrice est également due :

– d'une part, au raccourcissement des mâchoires qui a diminué la surface d'insertion des fibres sous-orbitaires sur la partie antérieure du palatocarré;

– d'autre part, à la diminution de la fente buccale qui a accru la longueur de l'ouverture adductrice de la chambre palatomaxillaire permettant ainsi à un plus grand nombre de fibres musculaires postorbitaires de travailler en traction directe.

Pour que l'histoire du labial soit parfaitement claire, il reste à rechercher cet élément sur un plus grand nombre de paléoniscoïdes, ce qui permettra de savoir si l'articulation labial-ptérigoïde est, comme je le pense, réellement un caractère primitif d'actinoptérygiens. Il serait également souhaitable de se demander si les cartilages labiaux présents chez un grand nombre de chondrichthyens actuels ne sont pas des formations primitivement comparables au labial des paléoniscoïdes (VÉRAN 1995).

Remerciements

Je tiens à remercier Cécile POPLIN et Sylvie WENZ qui, tout au long de la rédaction de ce travail, m'ont fait part de commentaires judicieux et constructifs. Je remercie également Bernard BATTAIL pour la traduction anglaise du résumé, Françoise PILARD pour l'aide qu'elle m'a apportée dans l'élaboration des dessins, Denis SERRETTE pour les photographies.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS L. A., 1919. — A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. *Annales of the New York Academy of Siences* **28** : 51-166.

ALDINGER H., 1937. — Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. *Meddelelser öm Gronland* **102** (3) : 1-392.

ALLIS E. P., 1897. — The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia Calva*. *Journal of Morphology* **12** : 487-808.

— 1900. — The premaxillary and maxillary bones, and the maxillary and mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*. *Anatomischer Anzeiger* **18** : 257-289.

— 1922. — The cranial anatomy of *Polypterus* with special reference to *Polypterus bichir*. *Journal of Anatomy* **56** : 189-294.

ANDREWS S. M., GARDINER B. G., MILES R. S. & PATTERSON C., 1967. — Chondrostei, Holostei and Halecostomi. *In* : W. B. HARLAND *et al.*, The Fossil Record. London, Geological Society : 637-683.

ARRATIA G. & SCHULTZE H. P., 1990 — The urohyal : development and homology within Osteichthyans. *Journal of Morphology* **203** : 247-282.

— 1991 — Palatoquadrate and its ossifications : development and homology within Osteichthyans. *Journal of Morphology* **208** : 1-81.

BARONE R., 1966. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. T. I : Ostéologie. Lyon, École Nationale Vétérinaire : 1-811.

— 1968. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. T. II : Arthrologie et myologie. Lyon, École Nationale Vétérinaire : 1-1066.

BEAUMONT E., 1977. — Cranial morphology of the Loxommatidae (Amphibia : Labyrinthodontia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* **280** : 29-101.

BJERRING H. C., 1977. — A contribution to structural analysis of the head of Craniate animals. The orbit and its contents in 20-22 mm embryos of the North American Actinopterygian *Amia calva* L., with particular reference to the evolutionary significance of an aberrant, nonocular, orbital muscle innervated by the oculomotor nerve and notes on the metameric character of the head in craniates. *Zoologica Scripta*, **6** (2) : 127-183.

BRIDGE T. W., 1877. — The cranial osteology of *Amia calva*. *Journal of Anatomy and physiology* **11** (4) : 605-622.

— 1879. — On the osteology of *Polyodon folium*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* **169** : 683-733.

BROUGH R., 1939. — *The Triassic fishes of Besano, Lombardy*. British Museum (Natural History), London : 1-117.

BUDGETT J. S., 1902. — On the structure of the larval *Polypterus*. *Transactions of the Zoological Society of London* **16** : 315-346.

DAGET J., 1950. — Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire* **11** : 1-178.

— 1964. — Le crâne des Téléostéens. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, nouvelle série, sér. A, Zoologie **31** (2) : 163-342.

DAGET J., BAUCHOT M. L., BAUCHOT R. & ARNOULT J., 1964. — Développement du chondrocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta Zoologica* **46** : 202-244.

DANFORTH C. H., 1913. — The myology of *Polyodon*. *Journal of Morphology* **24** : 107-146.

DE BEER G. R., 1937. — *The development of the vertebrate skull*. Clarendon Press, Oxford, i-xiii + 1-552.

FRANCILLON H., 1974. — Développement de la partie postérieure de la mandibule de *Salmo trutta fario* L. (Pisces, Teleostei, Salmonidae). *Zoologica Scripta* **3** : 41-51.

— 1977. — Développement de la partie antérieure de la mandibule de *Salmo trutta fario* L. (Pisces, Teleostei, Salmonidae). *Zoologica Scripta* **6** : 245-251.

FUCHS H., 1929. — Ueber das os parahyoideum der Anuren, Amphibien and der Crossopterygier. *Morphologisches Jahrbuch* **63** : 408-453.

GARDINER B. G., 1984. — The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* **37** (4) : 1-428.

GOSLINE W. A., 1971. — *Functional morphology and classification of Teleostean Fishes*. Honolulu, University Press, Hawaii : 1-208.

GRANDE L. & BEMIS W., 1991. — Ostelogy and phylogenetic relationships of fossil and Recent paddlefishes (Polyodontidae) with comments on the interrelationships of Acipenseriformes. *Journal of Vertebrate Paleontology* **11** (sup. 1), Memoir **1** : 1-121.

HAINAUT K., 1976. — *Introduction à la biomécanique*. Maloine S.A. Ed., Bruxelles : 1-247.

HAINES R. W., 1937. — The posterior end of Meckel's cartilage and related ossification in bony fishes. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **80** : 1-38.

HOLMGREN E., 1937. — Zur Kenntnis der Ontogenetischen entwicklung des Schädels von *Lepidosteus platysomus*. *Acta Zoologica* **18** : 209-337.

HOLMGREN N. & STENSIÖ E., 1936. — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. *In : Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, L. BOLK, E. GOPPERT, E. KALLINS & W. LUBOSCH Eds **4** : 233-500.

JANVIER P. & SUAREZ-RIGLOZ M., 1986. — The Silurian and Devonian vertebrates of Bolivia. *Bulletin de l'Institut français d'études andines* **15** (3-4) : 73-114.

JARVIK E., 1954. — On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *Kungliga svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* ser. 4 **5** (1) : 1-104.

— 1972. — Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. and a discussion on the structure of the head in the Porolepiformes. *Meddelelser om Grønland* **187** (2) : 1-307.

JOLLIE M., 1980. — Development of head and pectoral girdle skeleton and scales in *Acipenser*. *Copeia* **2** : 226-249.

KUSAKA T., 1974. — *The urohyal of fishes*. Univ. Tokyo Press : i-xiv + 1-320.

LAUDER G. V., 1979. — Feeding mechanisms in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva*. *Journal of Zoology* **187** : a543-578.

— 1980a. — Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes : A functional anatomical analysis of *Polypterus Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology* **163** : 283-317.

— 1980b. — On the evolution of the jaw adductor musculature in primitive gnathostome fishes. *Breviora* **460** : 1-10.

LAUDER G. V. & LIEM K. F., 1983. — The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **3** (3) : 95-197.

LEHMAN J. P., 1947. — Description de quelques exemplaires de *Cheirolepis canadiensis* (Whiteaves). *Kungliga svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* ser. 3 **24** (4) : 5-40.

— 1952. — Étude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. *Kungliga svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* ser. 4 **2** (6) : 1-201.

LUTHER A., 1909. — Untersuchungen über die vom *N. trigeminus* innervierte Muskulatur der Selachier. *Acta Societatis scientiarum fennicae* **36** (3) : 1-176.

MAYHEW R. L., 1924. — The skull of *Lepidosteus platostomus*. *Journal of Morphology* **38** : 315-342.

MILES R. S., 1977. — Dipnoan (Lungfish) skulls and the relationships of the group : a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* **61** : 1-328.

MOY-THOMAS J. A., 1933. — Notes on the development of the chondrocranium of *Polypterus senegalus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **76** : 209-229.

NIELSEN E., 1942. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Meddelelser om Gronland* **138** : 1-403.

— 1949. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. II. *Australosomus* and *Birgeria*. *Meddelelser om Gronland* **146** (1) : 1-309

PANCHEN A. L., 1964. — The cranial anatomy of two coal measure *Anthracosaurus*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London (B)* **247** : 593-637.

— 1972. — The skull and skeleton of *Eogyrinus atheyi* Watson (Amphibia : Labyrinthodontia). *Philosophical transactions of the Royal Society of London (B)* **263** : 279-326.

ORVIK T., 1962. — Y a-t-il une relation directe entre les Arthrodires Ptyctodontides et les Holocéphales ? *In* : Problèmes de Paléontologie — Évolution des Vertébrés. Colloque International CNRS (104) : 49-61.

PARKER W. K., 1882. — On the development of the skull in *Lepidosteus osseus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **173** (2) : 443-492.

PATTERSON C., 1977. — Cartilage bones dermal bones and membrane bones or the exoskeleton versus the endoskeleton. *In* : *Problems in Vertebrate Evolution* S. M. ANDREW, R. S. MILES & WALKER A. D. eds, Academic Press (4) : 77-121.

— 1982. — Morphology and interrelationships of primitive actinopterygian fishes. *American Zoologist* **22** : 241-259.

PEARSON D. M. & WESTOLL T. S., 1979. — The Devonian Actinopterygian *Cheirolepis* Agassiz. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **70** : 337-399.

PEHRSON T., 1922. — Some points in the cranial development of teleostomian fishes. *Acta Zoologica*, **3** : 1-63.

— 1947. — Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. *Acta Zoologica* **28** : 399455.

POPLIN C., 1974. — Étude de quelques Paléoniscides pennsylvaniens du Kansas. *Cahiers de Paléontologie*, CNRS éd, p. 1151.

POPLIN C. & VÉRAN M., sous presse. — New datas about the actinopterygian fish *Coccocephalus wildi* from the Westphalian A of Lancashire. *In* : A. R. MILNER (Ed.). Fourth Symposium on Permocarboniferous continental faunas. *Special Papers in Paleontology* **51**. Paleontological Association Cambridge Press.

RIDEWOOD W. G., 1904. — On the cranial osteology of the fishes of the families Elopidae and Abulidae with remarks on the morphology of the skull in the lower teleostean fishes generally. *Proceeding of the Zoological Society of London* **2** : 35-81.

ROSEN D. E., FOREY P. L., GARDINER B. G. & PATTERSON C., 1981. — Lungfishes tetrapods paleontology and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **167** (4) : 163-275.

SCHAEFFER B. & ROSEN D. E., 1961. — Major adaptive levels in the evolution of the Actinopterygian feeding mechanism. *American Zoologist* **1** (2) : 187-204.

SCHMÄH R., 1934. — Die Entwicklung der Unterkieferknochen bei *Polypterus* Gegen. *Morphologisches Jahrbuch* **74** : 364-379.

SOUCHÉ G., 1932. — Morphologie comparative des muscles élévateurs de la mandibule chez les poissons. *Mémoires de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux* 7e sér. **3** : 1-292.

STENSIÖ E., 1921. — *Triassic fishes from Spitzbergen*. Part 1 : i-xxviii + 1-307. Adolf Holzhausen Vienna.

— 1925. — Triassic fishes from Spitzbergen. Part 2. *Kungliga svenska Vetenskapsakademiens Handligar* ser. 3 **2** (1) : 1-261.

— 1932. — Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish Expedition in 1929-1931. *Meddelelser om Gronland* **83** (3) : 1-305.

TATARKO K., 1936. — Der Kiemendeckelapparat und seine Verbingung mit dem Hyoid – und Kieferbogen bei den Acepenseriden. *Zbirnik Prac'z mofrologij tvarin [Trudy Instituta Zoologij ta Biologij].* Acad. Sci. R.S.S. Ukraine **3** (3) : 5-67.

— 1937. — Der Kiefer und Hyoidbogen der Kiemendeckelapparat bei den Polyodontiden. *Zbirnik Prac'z morfologij tvariu [Trudy Instituta Zoologij ta Biologij].* Acad. Sci. R.S.S. Ukraine **16** (4) : 47-73.

TCHERNAVIN V. V., 1953. — The feeding mechanisms of a deep sea fish : *Chauliodus sloani* Schneider. *British Museum (Natural History)* : 1-101.

TRAQUAIR R. H., 1877. — The ganoid fishes of the British Carboniferous formations. Part I. Palaeoniscidae. *Palaeontographical Society* **31** : 1-60.

VAN WIJHE J. W., 1882. — Uber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus. Niederlândisches archiv fûr Zologie* **5** (3) : 207-320.

VÉRAN M., 1988a. — Découverte d'un os labial chez un « Chondrostéen » (Pisces Actinopterygii) du Trias inférieur du Spitsberg. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **307** : 1577-1580.

— 1988b. — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens + Osteichthyens) fossiles et actuels. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris. Sciences de la Terre 54 : 88 p.

— 1995. — Les cartilages labiaux des chondrichthyens sont-ils homologues de l'os labial des actinoptérygiens primitifs fossiles ? In H. LELIEVRE, S. WENZ, A. BLIECK & R. CLOUTIER (eds) : *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieures. Geobios,* M.S. 19 :161-166.

WENZ S., 1967. — Compléments à l'étude des poissons actinoptérygiens du Jurassique français. *Cahiers de paléontologie* CNRS éd, 276 p.

PLANCHE 1. — *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö.

A-D. – Labial gauche du spécimen PMUU.P? (clichés au MEB).
A, vue latérale (× 12, Fig. 1A); B, vue mésiale (× 12, Fig. 1B); C, vue antéro-ventrale montrant la surface sur laquelle s'articule le ptérygoïde (× 12); D, détail de la surface d'articulation d'aspect grumeleux (× 12); E, vue latérale partielle (× 6) du palatocarré et de la mandibule montrant le labial en connexion avec le processus labial du ptérygoïde ainsi que l'apophyse coronoïde du susangulaire. Spécimen SVT 13b (Fig. 3); F, vue stéréoscopique (× 4) du même spécimen dans la région du labial; une partie du susangulaire a été détruite afin d'observer la fosse adductrice de la mandibule.

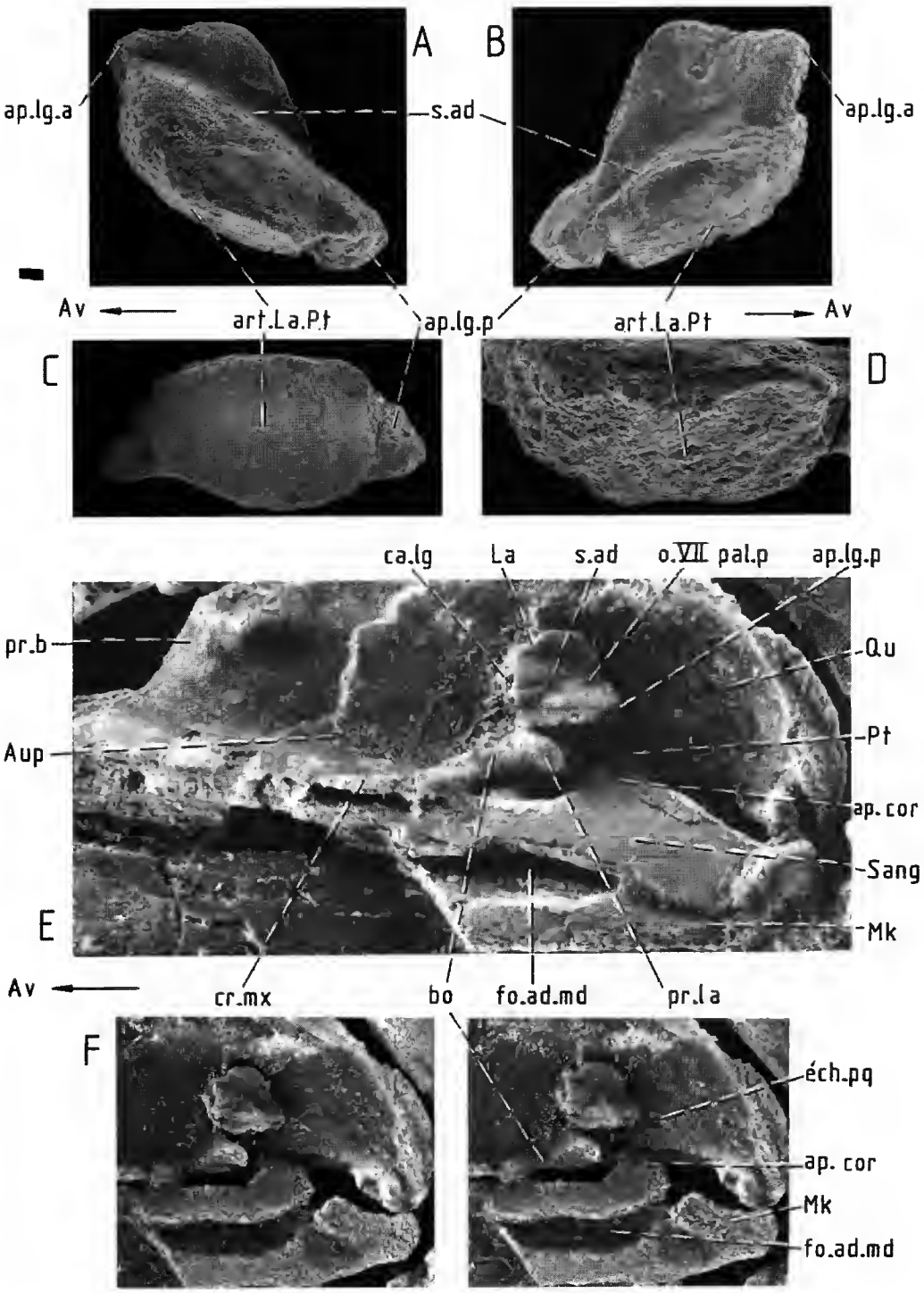

A
B
ap.lg.a
s.ad
ap.lg.a
Av
art.La.Pt
ap.lg.p
art.La.Pt
Av
C
D
ca.lg
La
s.ad
o.VII pal.p
ap.lg.p
pr.b
Qu
Aup
Pt
ap. cor
Sang
E
Mk
Av
cr.mx
bo
fo.ad.md
pr.la
F
éch.pq
ap. cor
Mk
fo.ad.md

PLANCHE 2. — *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö.

A, vue dorso-latérale (× 4) du palatocarré et de la mandibule droits montrant le processus labial, le ptérygoïde avec ses stries de radiation, la ride marquant le trajet du canal qui livrait passage à la branche palatine postérieure du nerf facial. (L'expansion otique est rabattue vers le bas.) Côté droit du spécimen SVT 15b.
B, vue partielle de la fossette articulaire de l'os de Meckel (MEB, × 150) sur laquelle s'articule le condyle du carré. Ce détail met en évidence une surface articulaire dont l'aspect grumeleux est caractéristique. Côté droit du spécimen SVT 15b.
C, processus labial du ptérygoïde droit en vue latérale (MEB, × 30) ; l'aspect grumeleux de la face postéro-dorsale sur laquelle s'articule le labial contraste avec la face antéro-ventrale lisse. Côté droit du spécimen SVT 15b.
D, vue latérale (× 3) de la région postérieure du palatocarré et de l'os de Meckel gauches montrant le labial en connexion avec le ptérygoïde qui apparaît dans l'échancrure ventrale du palatocarré. Spécimen P. 56592.
E, vue latérale (× 3) de la région postérieure du palatocarré et de l'os de Meckel gauches montrant le labial, le ptérygoïde et la fosse adductrice de la mandibule (spécimen SVT 14b).

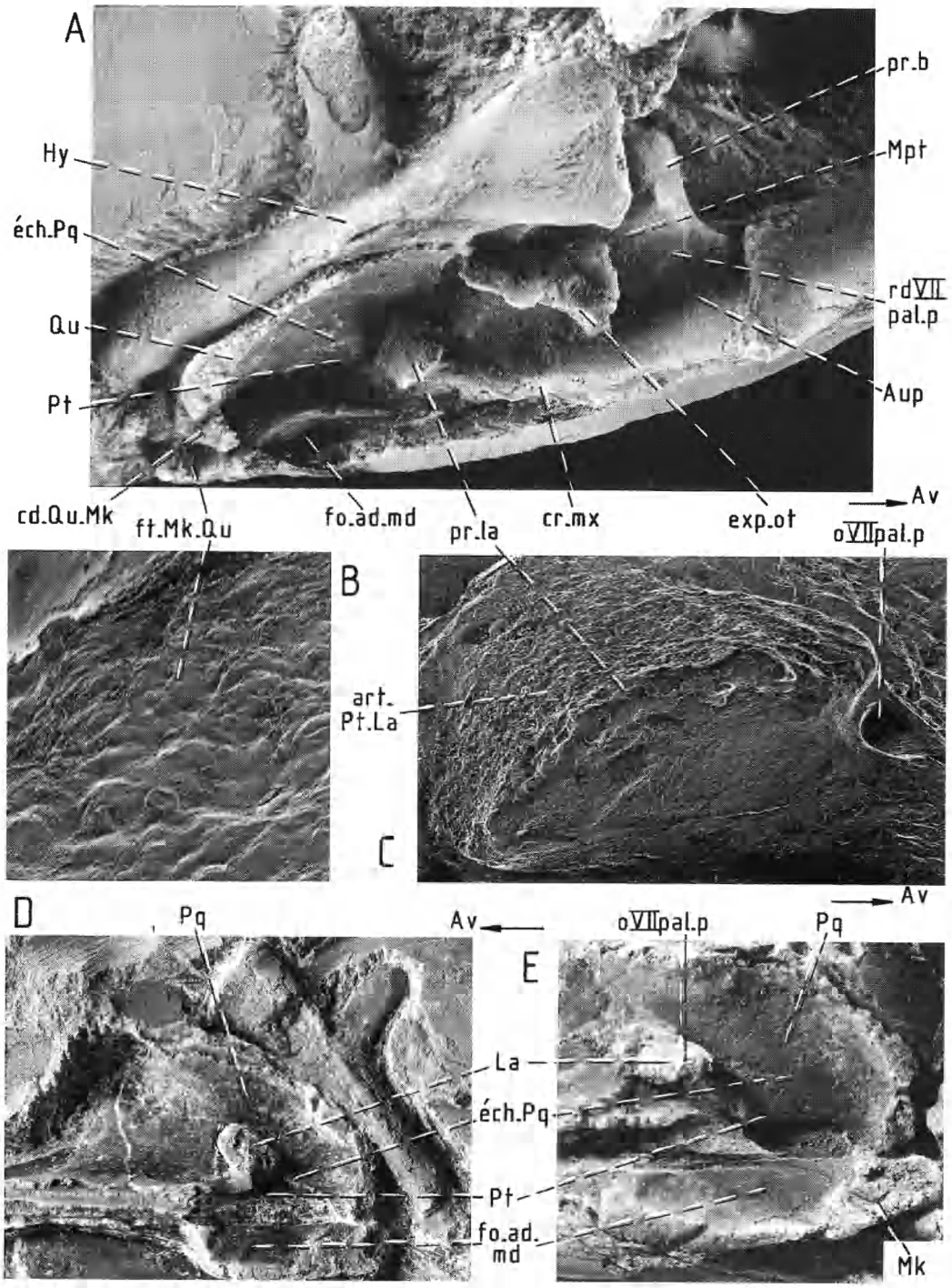

A
pr.b
Hy
Mpt
éch.Pq
rdVII
pal.p
Qu
Pt
Aup
cd.Qu.Mk
ft.Mk.Qu
fo.ad.md
pr.la
cr.mx
exp.ot
Av
oVIIpal.p
B
art.
Pt.La
C
Av
D
Pq
Av
oVIIpal.p
Pq
E
La
éch.Pq
Pt
fo.ad.
md
Mk

PLANCHE 3. — Boréosomidés : *Boreosomus* et *Acrorhabdus*.

A, *Boreosomus, reuterskioldi* (spécimen SVT 15b ; Fig. 2). Vue latérale (× 4) du palatocarré et de la mandibule gauches. Le palatocarré est écrasé dorso-ventralement ; mais on observe parfaitement le labial en connexion avec le processus labial du ptérygoïde ainsi que la mandibule avec son apophyse coronoïde.
B, *Boreosomus reuterskioldi* (spécimen PMUU : P ?). Face mésiale partielle (× 4) des os dermiques de la joue gauche dont le préopercule et le maxillaire constituent la paroi latérale de la fosse palatomaxillaire dans laquelle s'observe le labial. C'est sur ce spécimen que le labial a été complètement isolé de la gangue (Fig. 1 ; pl. IA-D).
C, *Acrorhabdus* sp. (spécimen P. 174). Vue latérale (× 1) du palatocarré et du ptérygoïde gauches.

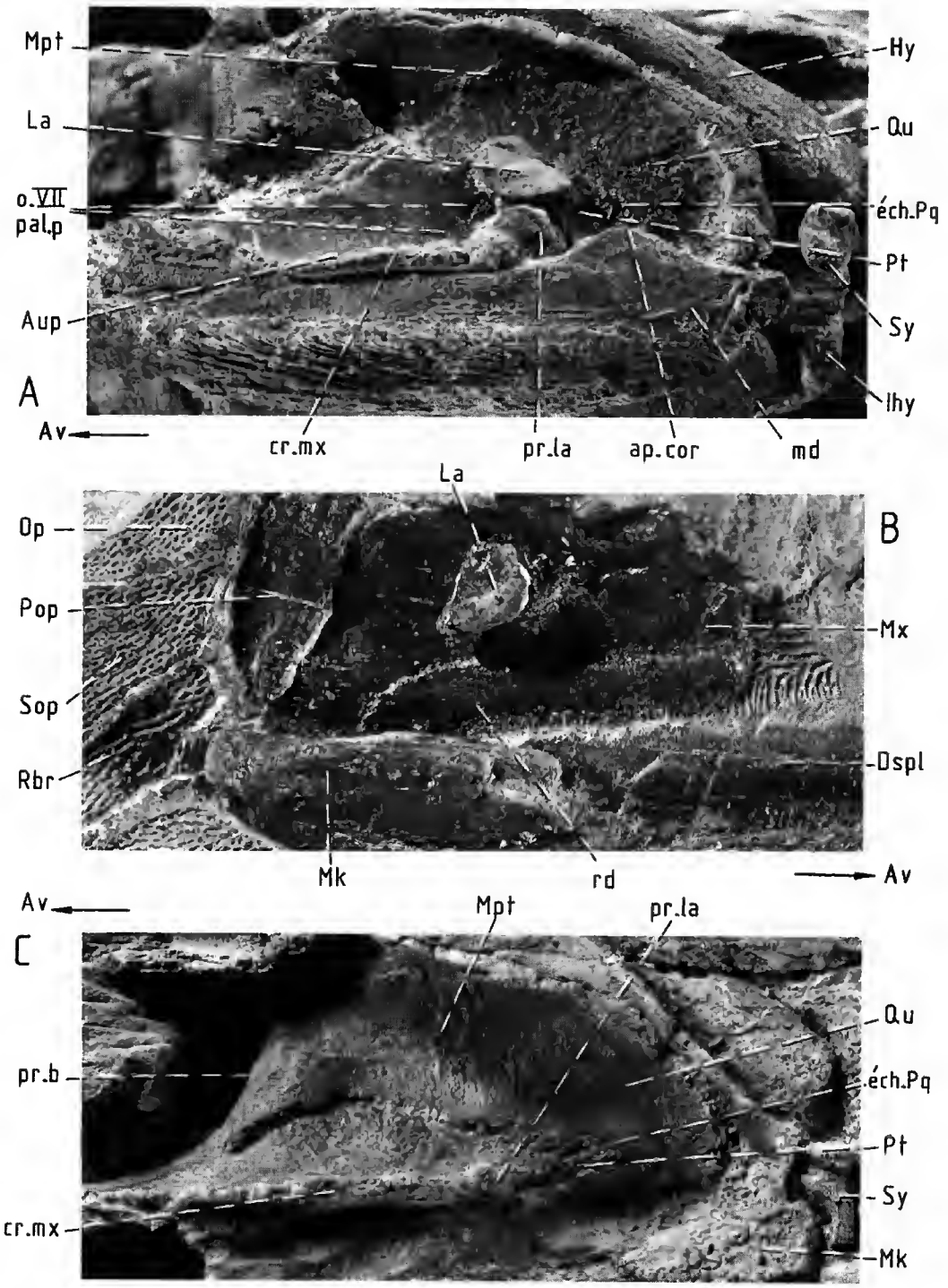
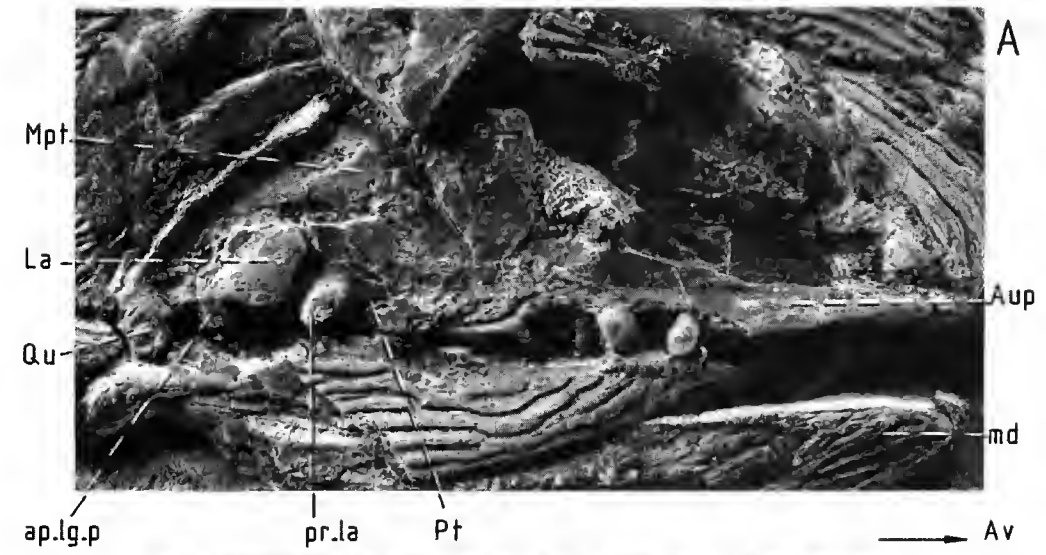
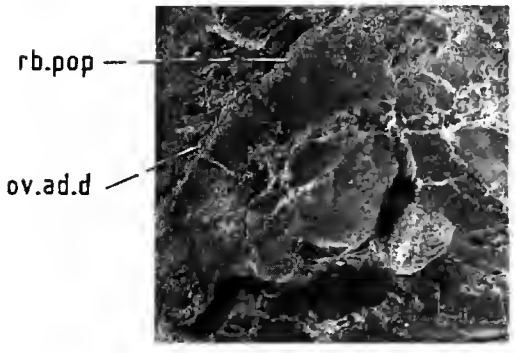
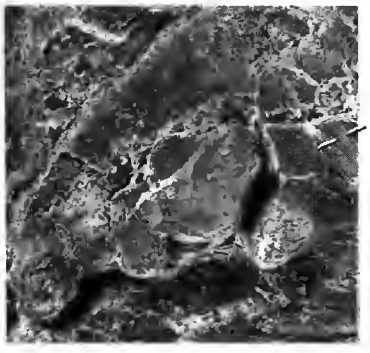

Mpt
La
o.VII
pal.p
Aup
A
Av
cr.mx
pr.la
ap.cor
md
Hy
Qu
éch.Pq
Pt
Sy
Ihy
La
Op
Pop
Sop
Rbr
B
Mx
Dspl
Mk
rd
Av
Av
Mpt
pr.la
C
pr.b
cr.mx
Qu
éch.Pq
Pt
Sy
Mk

PLANCHE 4. — *Ptycholepis bollensis* Agassiz.

A, palatocarré droit en vue latérale (× 3) sur lequel s'observent parfaitement le labial et le processus labial du ptérygoïde. Spécimen STC 124.
B, vue stéréoscopique (× 4) du même spécimen dans la région du labial.
C, vue latérale partielle (× 3) du palatocarré et de la mandibule gauches montrant le labial en connexion avec le processus labial du ptérygoïde ainsi que l'ouverture adductrice dorsale. Spécimen STC 41.
D, vue latérale (× 3) de la mandibule et du labial gauches en connexion avec le processus labial du ptérygoïde. Le ptérygoïde n'apparaît pas nettement : il est en partie recouvert par le préopercule. Spécimen STC 28.


A
Mpt
La
Qu
Aup
md
ap.lg.p
pr.la
Pt
Av


rb.pop
ov.ad.d


li.Pq.Pt
B

C
pr.la
La
ov.ad.d
Qu
bo
ap.cor
md
Av

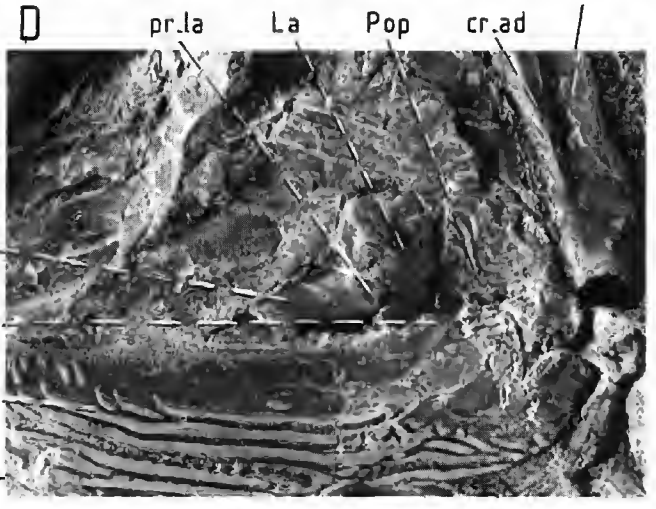

D
pr.la
La
Pop
cr.ad
Hy

PLANCHE 5. — *Saurichthys* sp. spécimen SVT 20.

A-B, labial droit au MEB (× 12). A, vue latérale (Fig. 5A). B, vue mésiale (Fig. 5B).
C, vue latérale (× 3) du palatocarré et de l'os de Meckel droits montrant le labial déplacé, sans doute en cours d'ossification.
D, détail du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire du ptérygoïde gauche (MEB, × 3). La surface d'articulation destinée au labial est plus distinctement visible sur le côté droit du spécimen (pls 5C, 6B).

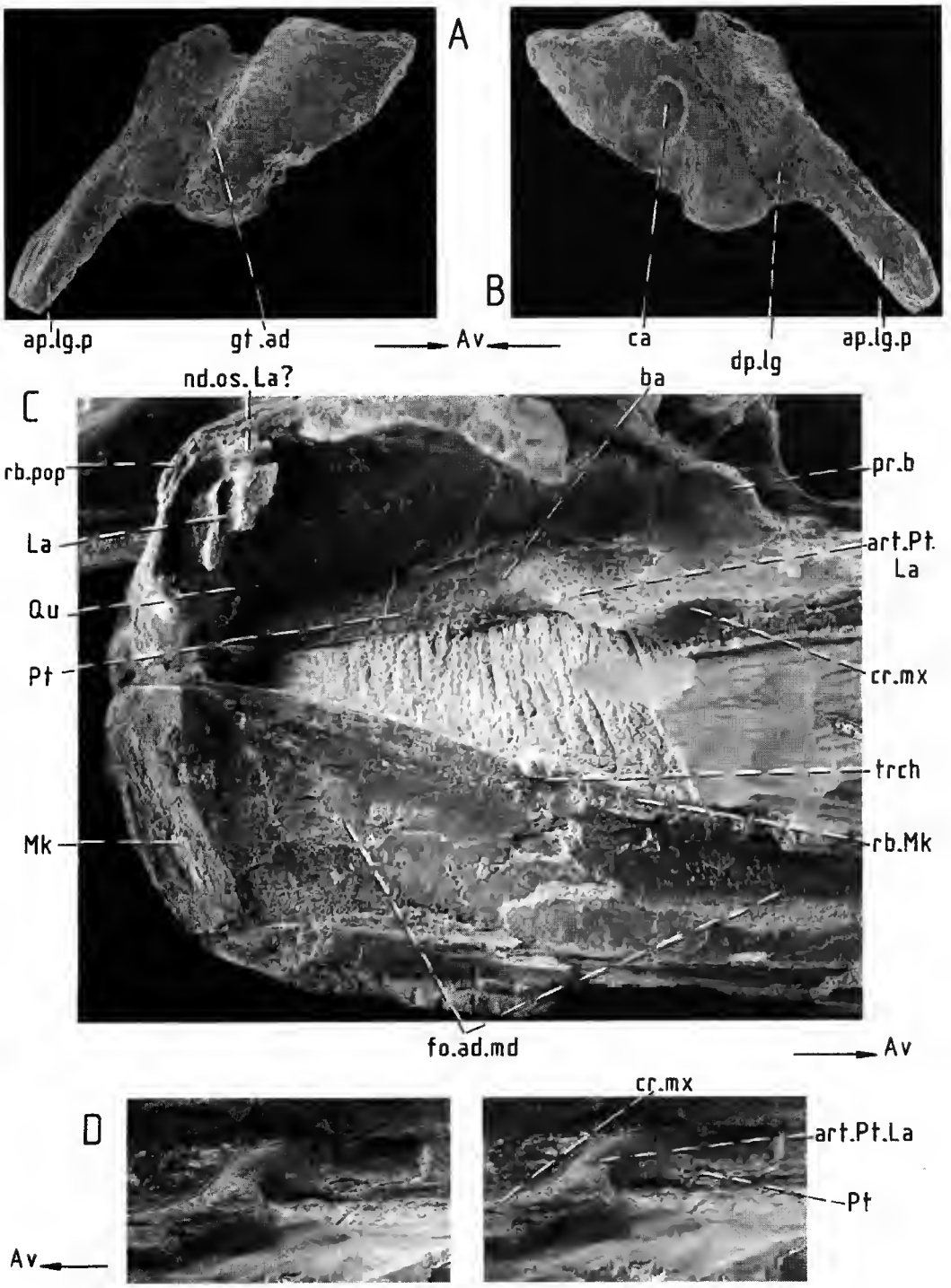

A
B
ap.lg.p
gt.ad
Av
ca
dp.lg
ap.lg.p
C
nd.os.La?
ba
rb.pop
pr.b
La
art.Pt.
La
Qu
Pt
cr.mx
trch
Mk
rb.Mk
fo.ad.md
Av
D
cr.mx
art.Pt.La
Pt
Av

PLANCHE 6.

A-B, *Saurichthys* sp. (spécimen SVT 20).
A, région postérieure de l'os de Meckel gauche en vue latérale (× 3) montrant le processus ligamentaire.
B, détail, en vue latérale (MEB, × 20), du flanc postéro-dorsal de la crête maxillaire du ptérygoïde droit sur lequel s'observe la surface articulaire destinée au labial. (Cette région est endommagée latéralement.)
C, ostéichthyen indéterminé – sans doute un actinoptérygien – du Dévonien moyen de Bolivie (spécimen YPFB Pal. 6607. Fig 8). Moulage en élastomère de l'empreinte du palatocarré gauche en vue latérale (× 4); la proéminence latérale d'aspect rugueux peut représenter le lieu d'articulation du labial.
D, *Acrorhabdus* sp. (spécimen SVT 6a). Vue ventrale (× 2) dans la région située entre les barres hyoïdiennes (hypohyal + néocératohyal), montrant l'existence d'un parahyoïde. Cet élément est, par sa formation, sans doute comparable à l'os labial.
E-F, *Polypterus* sp. (sujet S3-M5-C.160), cartilage labial gauche (MEB, × 15).
E, face latérale
F, face mésiale partiellement recouverte de tissu conjonctif.
G, *Coccocephalus wildi* (holotype n° 12451). Mandibule en vue latérale montrant l'apophyse coronoïde.

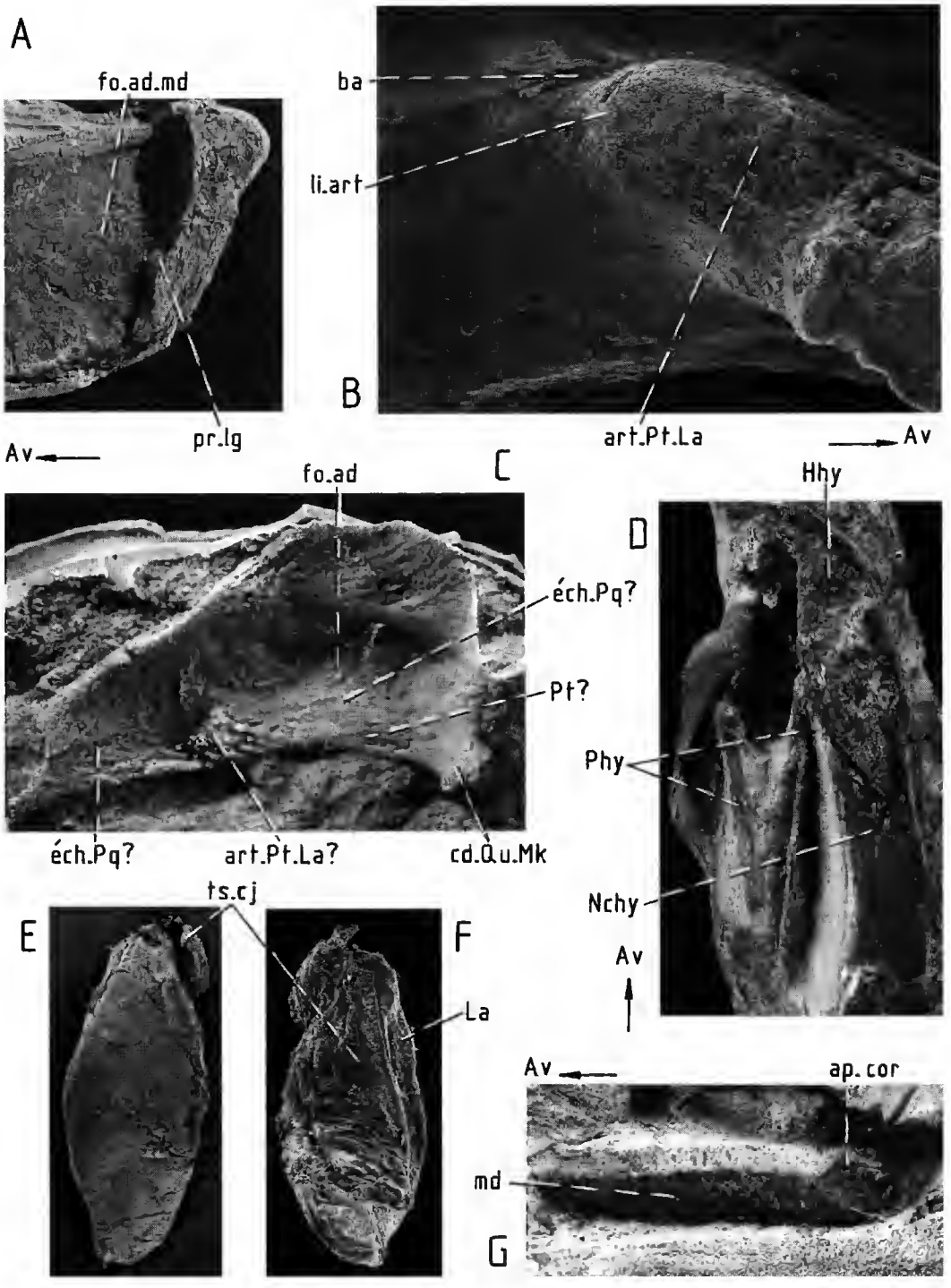

A
fo.ad.md
pr.lg
Av
B
ba
li.art
art.Pt.La
Av
C
fo.ad
éch.Pq?
Pt?
éch.Pq?
art.Pt.La?
cd.Qu.Mk
D
Hhy
Phy
Nchy
Av
E
ts.cj
F
La
Av
ap.cor
md
G

PLANCHE 7. — « *Pteronisculus* » *gyrolepidoides* Stensiö, spécimen SVT 34.

A, vue latérale (× 6) du palatocarré montrant le processus labial du ptérygoïde (le palatocarré, mal ossifié, est fracturé).
B, vue stéréoscopique (× 3) du même spécimen.
C, processus labial et région postérieure de la crête maxillaire en vue latérale (MEB, × 30).
D, détail du processus labial (MEB, × 300)) du ptérygoïde sur lequel s'observe la surface articulaire destinée au labial.

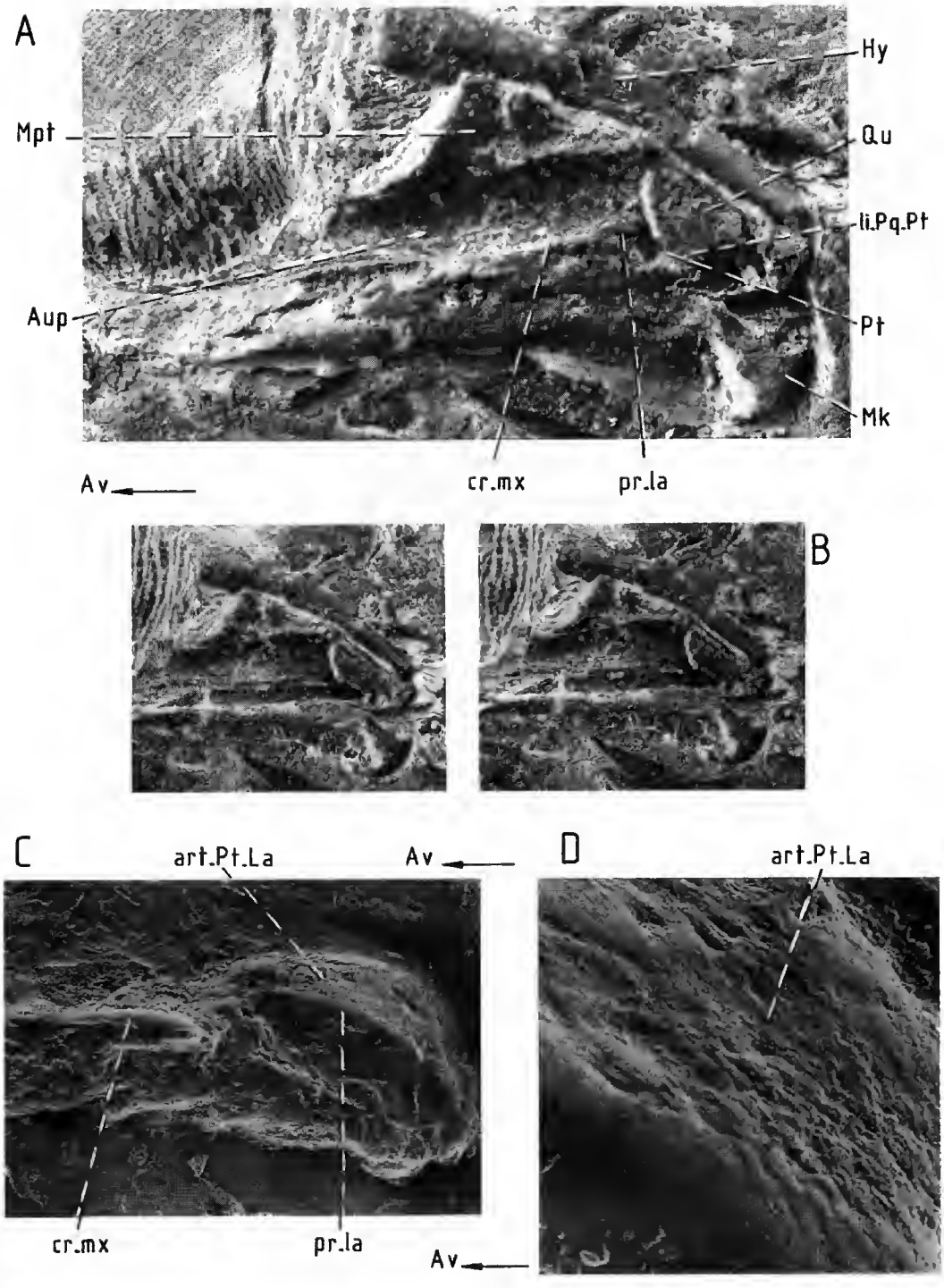
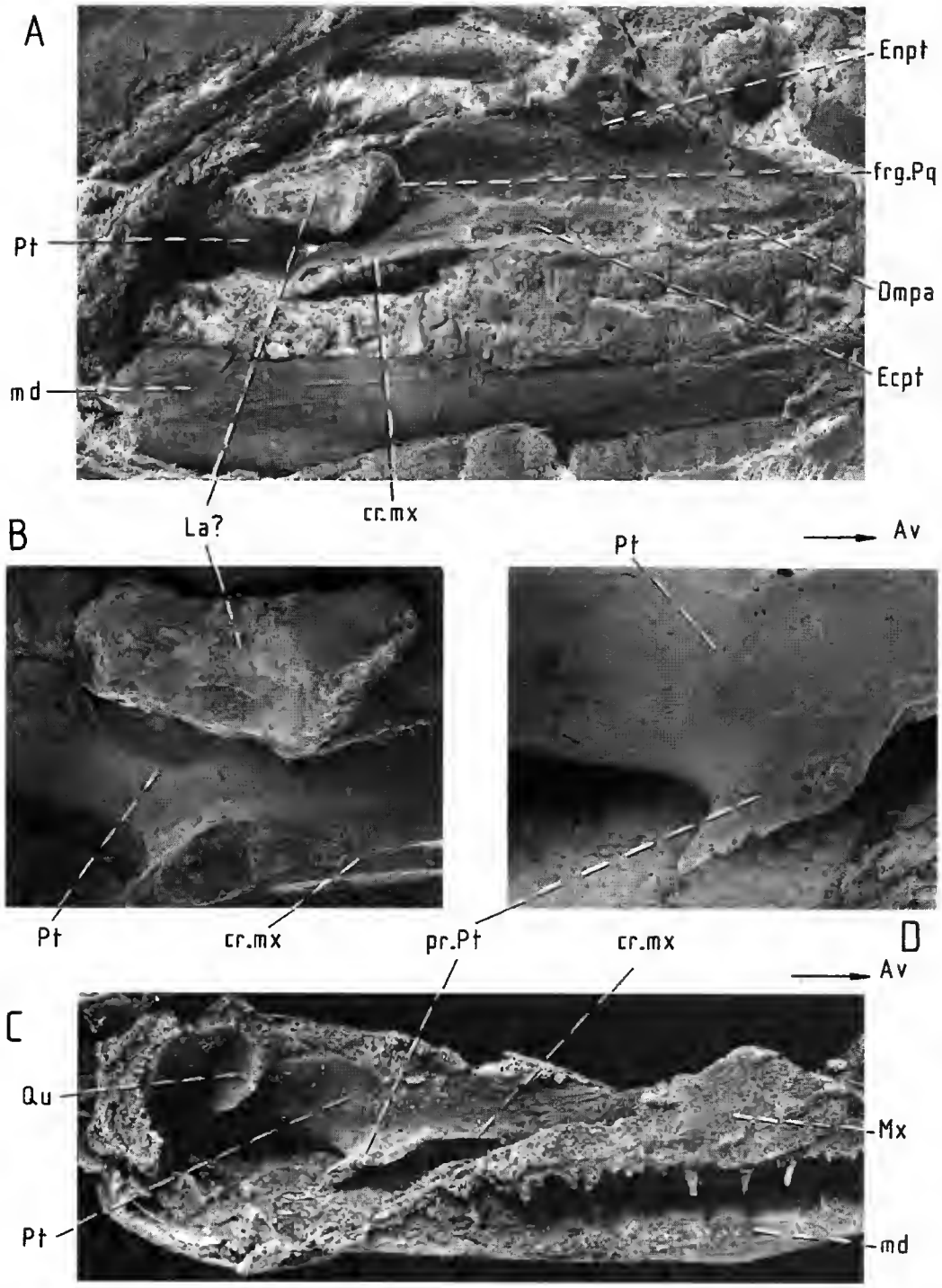

A
Hy
Mpt
Qu
li.Pq.Pt
Aup
Pt
Mk
Av
cr.mx
pr.la
B
C
art.Pt.La
Av
cr.mx
pr.la
D
art.Pt.La
Av

PLANCHE 8. — *Pteronisculus.*

A, *Pteronisculus magna* (spécimen 777A). Vue latérale (× 4) des os dermique qui recouvraient partiellement la face mésiale du palatocarré droit, lequel a été détruit. La présence du labial est incertaine.
B, détail du même spécimen (MEB, × 12) dans la région où se situe l'éventuel labial. La crête maxillaire du ptérygoïde est incomplète latéralement.
C, *Pteronisculus* sp. (spécimen P. 7593). Vue latérale (× 4) du ptérygoïde et d'un partie du carré droit; le maxillaire a été partiellement détruit pour observer le processus latéral du ptérygoïde sur la crête maxillaire.
D, détail du même spécimen (MEB, × 12) dans la région du processus latéral du ptérygoïde.


A
Enpt
frg.Pq
Pt
Ompa
md
Ecpt
La?
cr.mx
B
Av
Pt
Pt
cr.mx
pr.Pt
cr.mx
D
Av
C
Qu
Mx
Pt
md

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 57-77

On a hitherto undescribed Dodo cranium, *Raphus cucullatus* L. (Aves, Columbiformes), with a brief taxonomical overview of this extinct flightless Mascarene Island bird

by Anwar JANOO

Abstract. — A skull of the dodo *Raphus cucullatus* from Mauritius Island is hereby described and a brief overview of dodo systematics is outlined. Although *Raphus* as well as the Rodrigues solitaire *Pezophaps solitaria* are traditionally placed next to the columbids, their taxonomic position within the columbiform clade is uncertain. Potentially shared derived characters of both species seem to point towards a sister group relationship between these Mascarene birds and the family Columbidae. Columbiform interrelationships have not yet been analysed in a cladistic framework, therefore, the whole discussion regarding the phylogenetic status of the family Raphidae awaits a cladistic reappraisal of this clade.

Key-words. — Dodo, solitaire, Raphidae, Columbiformes, Mascarene, taxonomy.

À propos d'un crâne inédit du dronte *Raphus cucullatus* L. (Aves, Columbiformes), avec un bref aperçu taxonomique sur cet oiseau subfossile de l'île Maurice, région des Mascareignes

Résumé. — Un crâne du dronte de l'île Maurice est décrit et un aperçu de la taxonomie des Raphidae est présenté. Bien que, de façon traditionnelle, le dodo soit considéré comme étant proche des Columbidae, sa position systématique au sein des Columbiformes reste indéterminée. Le dodo ou dronte est placé avec le solitaire dans le groupe des Raphidae par plusieurs auteurs. Une série de caractères dérivés définis chez le dodo fait de celui-ci un taxon proche des Columbidae. Des caractères potentiellement partagés avec le solitaire de l'île de Rodrigues, corroborent l'hypothèse selon laquelle ces deux taxons forment un groupe monophylétique, les Raphidae. Quoique les Columbiformes soient considérés comme étant un groupe naturel, les taxons propres à ce groupe n'ont jamais été analysés dans un contexte phylogénétique. De ce fait, les relations de parenté entre les divers taxons n'ont pas encore été précisées.

Mots-clés. — Dodo, solitaire, Raphidae, Columbiformes, îles Mascareignes, taxonomie.

Anwar JANOO, *Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Among the paraphernalia of bones from the Mascarene region deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, is a previously unrecorded skull of the dodo *Raphus cucullatus* Linnaeus 1758, and which apparently forms part either of the CARIÉ or of the THIRIOUX Collections. Both Paul CARIÉ and Émile THIRIOUX were amateur naturalists who made excavations in various sites in Mauritius Island in the early 1900's. CARIÉ searched particularly in the Mares aux Songes area and donated to the Paris Museum an extensive collection of bones. THIRIOUX also made collections in caves in the Le Pouce region as well as other localities on the island,

and obtained many bones, most of which reptilian, deposited now in the Cambridge Museum, UK. Whoever of the two donated the skull to the Museum is not known with certainty, but a handwritten labelling indicates "Dronte crâne, Vallée des Prêtres, M. Carié".

Apart from this cranium, the Muséum national d'Histoire naturelle possesses a complete dodo skeleton, and other miscellaneous bones of *Raphus cucullatus*. The Museum collection also comprises a smaller number of bones of the solitaire from Rodrigues Island, *Pezophaps solitaria* Gmelin. A complete list of the material is to be published in due time. Hereafter is given a description of the dodo cranium and a brief overview of the systematics of the dodo and the solitaire. One of the major problems encountered is in the identification of the smaller bones. The cranium is not complete and the rostrum was not connected to it. Comparison with existing illustrations present in the literature, namely the works of STRICKLAND & MELVILLE (1848), OWEN (1866), and NEWTON & NEWTON (1870) has allowed the recognition and reconstruction of the skull. The dodo skull is easily distinguishable because of its dome-shaped aspect as compared to the solitaire's flat skull with an expanded rugose occipital.

HISTORICAL BACKGROUND

The island of Mauritius, formerly Île de France, was discovered by the Portuguese in the early 16th century during their ventures in the Indian Ocean, but it is most probable that the Arabs reached its shores well before that time since the island is mentioned on certain arabic maps (TOUSSAINT 1972).

The dodo was endemic to Mauritius and was probably seen alive in Europe during the 16th century. Of the many specimens that were taken abroad both as curios and food, apparently a live specimen reached the menagerie of Emperor RUDOLPH II in Prague, and another one may have even reached Japan. The only report of a live dodo in Europe is that of Sir Hamon LESTRANGE who saw one in London in 1638 (STRICKLAND 1848). Numerous paintings and sketches of this almost mythic bird exist, the famous and well known paintings being those of the Dutch painter Roelandt SAVERY. Two live dodos were seen in Surat (India) by the Englishman Peter MUNDY during his travels to the East. The occurrence of an Indian miniature of the dodo, discovered by IWANOW (1958), and now housed in the Ermitage Museum in St Petersburg, is most likely a testimony of the live dodos brought to India during the 17th century. This Indian miniature is quite interesting in that, apart from the dodo, it depicts four other extant species of birds. Among these is a Sumatran Loriquet *Loriculus galgulus* L. The latter was presented in 1614 to the Moghul Emperor JAHANGIR, BABUR's great grandson and this is recorded by the same Emperor in his autobiography, the *Tuzuk-i-Jahangiri*. Although the dodo is not mentioned in the *Tuzuk* and *JAHANGIR* did not record the last four years of his life himself, it is quite feasible that the picture was made during his reign (1605-1627) (DAS 1973). This miniature is probably the most faithful representation of the dodo from life (personal observation).

Being flightless the dodo became an easy prey for roving seamen who traversed the Indian Ocean, and dodos were taken in large numbers for food. It seems that it became extinct around 1681, and since then the dodo has become the paragon of wildlife extinction due to human intervention.

Apart from the specimen(s) brought to Europe and of which very little material remains, excavations for the search for dodo bones in the Mares aux Songes region of Mauritius, were undertaken by G. CLARK in 1865 and this was followed by others. This has produced quite an impressive collection which is nowadays widely scattered in museum collections in Europe, North America, and South Africa, and also in Japan where the Marquess HACHISUKA had a collection which he bought at an auction sale in London in 1935 (*Ibis* 1935, Letter Abstracts, p. 246). Since World War II the HACHISUKA collection had been considered lost but apparently is housed at the Yamashina Institute of Ornithology, Japan.

It is to be noted that prior to the findings of CLARK in 1865 and onwards, DESJARDINS (1830) had been excavating near the Flacq region, eastern Mauritius, and that he sent bones of tortoises to CUVIER in 1830. But in his letters to CUVIER there is no mention of any dodo bones from that region at that particular period (DESJARDINS 1830). On the other hand, bones of the solitaire had been unearthed from a cave in Rodrigues as early as 1789 by a certain Mr. LABISTOUR resident on the island (*in* HACHISUKA 1953). These bones were sent in 1830 by DESJARDINS to CUVIER who presented them before the Académie des Sciences and who mistakenly quoted them as being those of the dodo, and saying that they had been found under lava layers on Mauritius!

ABBREVIATIONS

btr	basitemporal region;
cl	crista lateralis;
f	frontal;
fc	foramen caroticum;
fm	foramen magnum;
fom	foramen orbitonasale mediale;
ft	fossa temporalis;
fvoe	foramen venae occipitalis externae;
ior	infraoccipital ridge;
n	nasal;
npr	nasal process of premaxillary;
occ	occipital crest;
oc	occipital condyle;
opf	optic foramen;
optc	opening to tympanic cavity;
p	parietal;
pal	palatine;
par	paroccipital;
pfr	processus frontalis of premaxillary;
pmx	premaxillary;
pnf	processus nasalis frontalis;
polc	posterior olfactory chamber;
ppr	postorbital process;
prf	prefrontal;
pf	prootic articular facet;
sf	squamosal articular facet;
sof	supraoccipital foramen;
sol	sulcus olfactorius;
sq	squamosal region;
td	termina distalis;
tm	tomium maxillare;
utr	upper tympanic recess;
I	foramen for the olfactory nerve;

II foramen opticum;
IX foramen for the glossopharyngeal nerve;
X foramen for the vagus nerve;
XII foramen for the hypoglossal nerve.

MATERIAL. — The material consists of a calvarium and the visceral cranium comprising the upper mandible only, plus additional broken pieces which we have identified as being fragments of the premaxillary, a rear right part of the lower mandible, fragments of the auditory region, and a fragment of the frontal of the right orbital margin. The *calvarium* is not linked to the rostrum due to missing fragments of the naso-frontal region, but is shown in its anatomical position in the photographs and drawings for clarity (Figs 1-5).

The light rosewood tint of the bones suggests that the source is not the Mares aux Songes area, as bones from this site are stained a dark tannin colour. Moreover, while cleaning the skull with very dilute formic acid, gaseous emanations were observed, indicating a calcareous origin for the deposit where it was found. This is quite interesting because dodo bones have been reported only from the Mares aux Songes alluvium, and suggests that other regions might be worthy of investigation. The other miscellaneous fragments were not coated with any calcareous layer, and probably come from some other non calcareous region, probably the Vallée des Prêtres area. The material is labelled MAD (for the Madagascan area) followed by catalogue numbers as listed below.

MAD 5971 cranium;
MAD 6530 rostrum;
MAD 5983 premaxillary, processus frontalis;
MAD 5984 premaxillary, processus frontalis;
MAD 5985 fragment of the frontal, supraorbital region;
MAD 5986 distal termina, fragment of premaxillary;
MAD 5987 inner ear ossae, semicircular canals;
MAD 5988 basicranium fragment, auditory region;
MAD 5989 fragment of mandible, quadrato-mandibular articulation.

LOCALITY. — Vallée des Prêtres, near Port Louis, North-West Mauritius.

DESCRIPTION

CRANIAL MORPHOLOGY

The total length of the cranium and beak is approximately 207 mm, but it must have been only slightly longer, if the missing fragments of the naso-frontal portion are accounted for. The thicknesses measured in the rostral and caudal regions of the *calvarium* are only meant for morphometric data and are conservative values as the cranium is mutilated especially on the ventral side.

Dorsally the *calvarium* is rectangular, being wider than long (Fig. 1). In fact the approximate width could have been about 88 mm. The rostral part of the *calvarium* corresponding to the frontals is bulbous (Fig. 2A), and the diploë exhibits a highly expanded bony reticulation as seen in the broken region. A noticeable sagittal interfrontal depression, grossly pitted, indicates the summit of the frontals which are convex and broad, rising abruptly from above the fused pointed cranial ends of the nasals and the premaxillary. The frontals slope backwards up to a transverse depression at the presumed junction of the frontals and the parietals, with numerous pits radiating from this area towards the lateral sides up to the parietal crests, the *cristae lateralis*. The prefrontal is present on the right side and is fused to the frontal. The nasals form a triangular wedge that descends from between the bulbous frontals down to the naso-frontal hinge and they are separated from each other by the triangular extremity of the nasal process of the premaxillary.

The left temporal fossa is still intact and it presents a deep encroachment into the flat and broad parietal region. Its rostral boundary forms the postorbital process which is partly preserved. The caudal border of the temporal notch descends outwards forming the temporal process which juts downwards and medially. The occipital region is low similar to the specimen described in

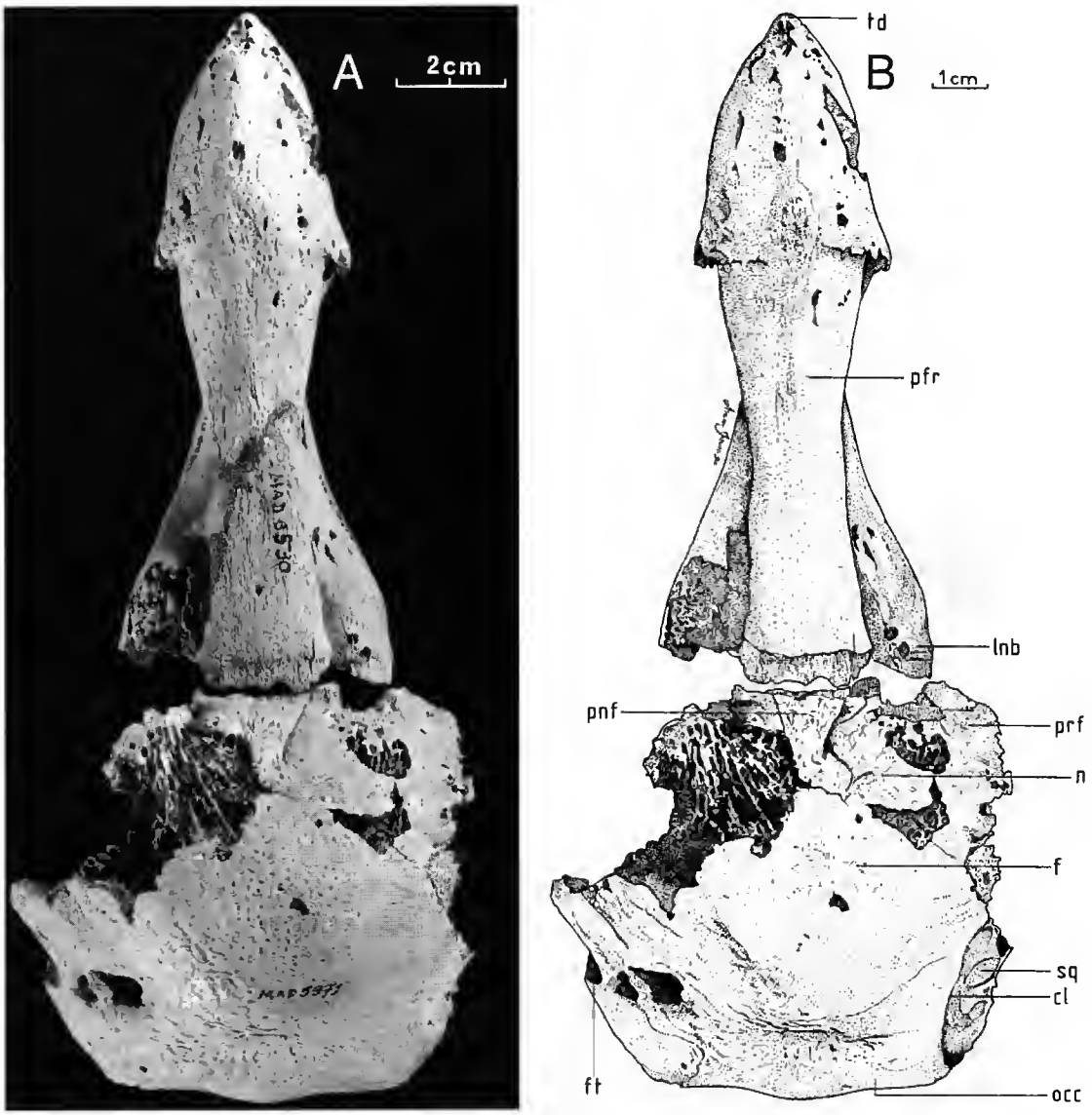


FIG. 1. — *Raphus cucullatus* (dodo). (MAD 5971 & MAD 6530). A, dorsal view of the skull. B, drawing of same.

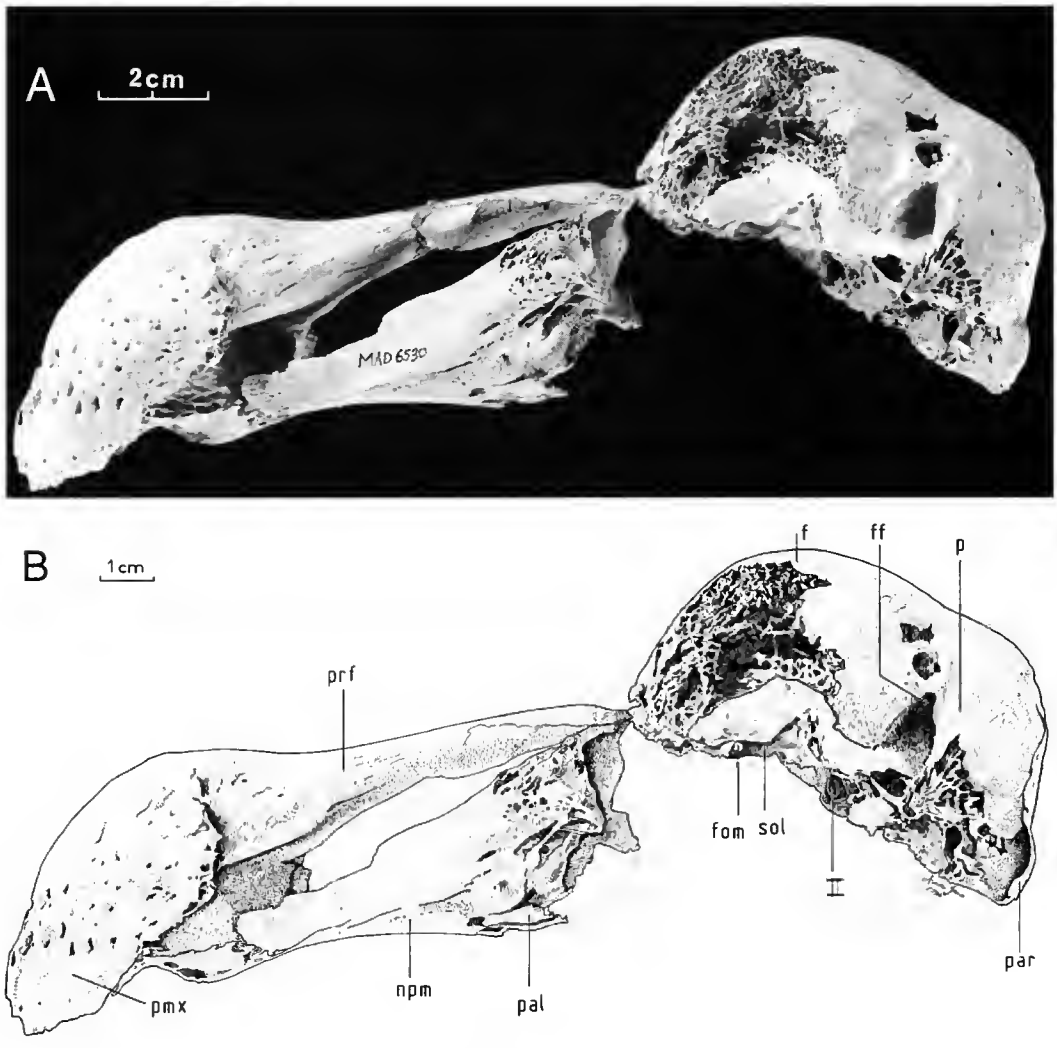


FIG. 2. — *Raphus cucullatus* (dodo). (MAD 5971 & MAD 6530). A, lateral view of the skull. B, drawing of same.

STRICKLAND & MELVILLE (1848) and its upper border is delimited by the supraoccipital crest which arches across the rear of the skull.

Numerous cavities indicate that most of the basicranium is missing (see photograph below, Fig. 3A). Ventrally and rostro-medially in interorbital position, are the fossae of the posterior olfactory chamber (*regio olfactoria, i.e.* the olfactory chamber of BANG 1971), just in front of the cerebral cavity, a feature not found in the pigeons. The fossae are large and are separated

by a bony septum, which seems to be restricted to the dorsal roofing of the fossae and hence there is no complete bipartition of this olfactory region.

The region caudad to the olfactory fossae, that is the roof of the orbits, is damaged but provides an internal view of the cranial cavity lodging the *bulbi olfactorii.* Opening into each

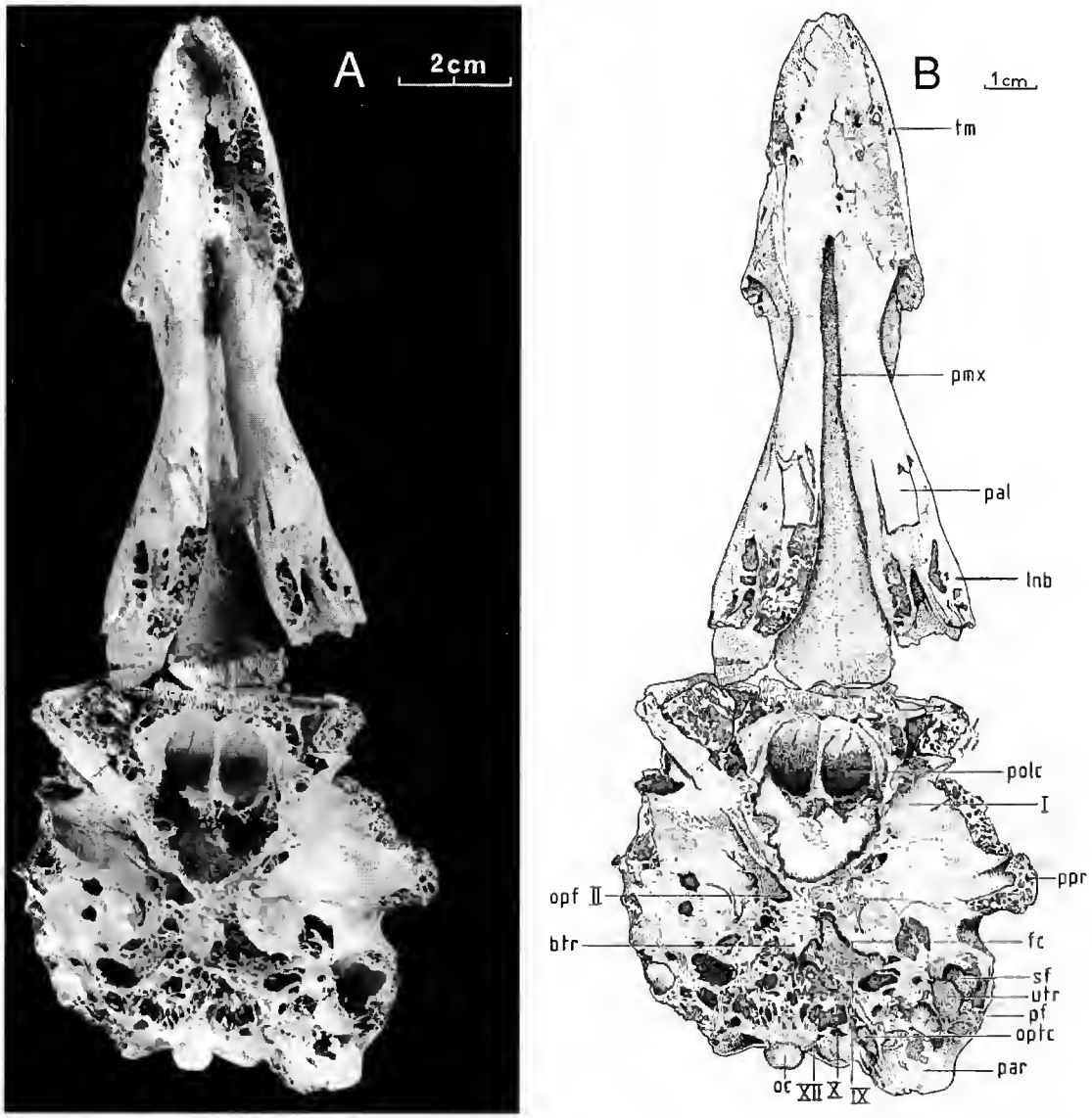


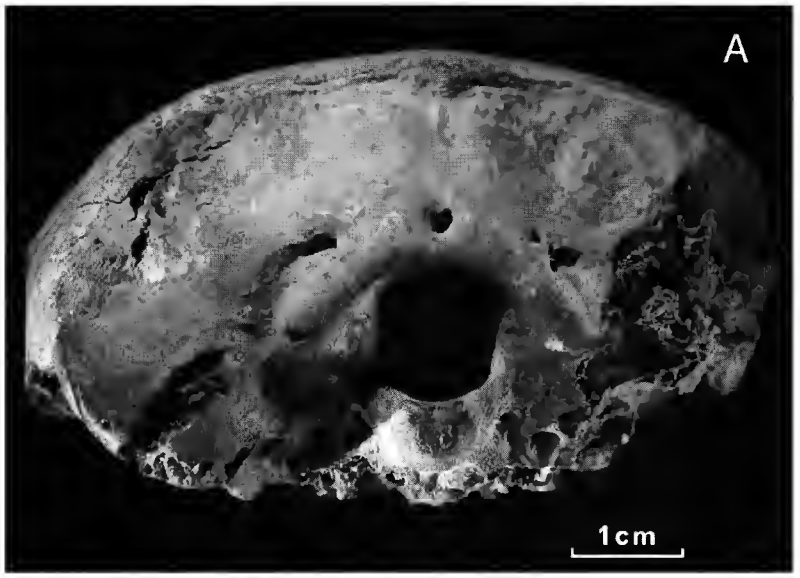
FIG. 3. — *Raphus cucullatus* (dodo). (MAD 5971 & MAD 6530). A, ventral view of the skull. B, drawing of same.

of the olfactory fossae from the *fossa bulbi olfactorii*, are the bony conduits which ensheathed the olfactory nerve (I, Fig. 3B). These canals diverge laterally from the sagittal plane and are separated by some 6 mm of diploë as they proceed ventrally into the olfactory fossae. Grooved impressions of the ramifications of the olfactory nerve (I, Fig. 3B) diverge from the hind and dorsal walls of the chambers and proceed rostrad towards the naso-frontal hinge. On the rear lateral walls of each chamber, external to the rhinencephalic foramina, is another opening, the *foramen orbitonasale* (*fon.*, Fig. 3B) into which leads the *sulcus olfactorius* (*sol.*, Fig. 3B). The latter grooves the roof of the orbit with a sharp bend, and continues rostrad and giving off a diverging lateral groove which passes in between the junction of the frontal and the prefrontal conveying the nervous and arterial irrigations of the face.

The basitemporal plate is completely missing as well as the sphenoidal rostrum, but the trabeculae forming this region are still *in situ*. The interorbital septum as well is lacking, but the optic foramen is clearly visible in lateral view (Fig. 1B, *opf.*). The facets for the articulation of the temporal and otic condyles of the quadrates are separated by a rather large upper tympanic recess, internal to which lies another foramen. Articulations for the right tympanic bone are well preserved, whereas on the left they are only partly retained. The rear part of the skull is almost well preserved: the occipital bone is subelliptical in shape and flat (Fig. 4), with an upper margin corresponding to the supraoccipital ridge. There is an absence of the *prominentia cerebralis*, a well marked feature which is typical of the columbids. The supraoccipital margin demarcates the vertical posterior facet whereto attaches the nuchal and mandibular muscles; the right hand side of the occipital facet is incomplete. On the left, this facet progresses to form the paraoccipital process, which projects outwards quite extensively as a flange, forming the posterior wall of the tympanic cavity.

The *foramen magnum* is rectangular with round corners, and its vertical dimension is greater than its width. It is overhung by the protruding infra-occipital ridge of the occipital bone, which is perforated by a mesial supra-occipital foramen; the latter is flanked laterally and slightly lower by two large venous foramina (*foramina venae occipitalis externae*, Fig. 4B) lodged in well grooved arched furrows directed downwards; the right venous foramen is separated from the groove by an osseous bridge. Above the supraoccipital foramina are two minute parasagittal perforations directed from above and towards the midline into the occipital bone, and that probably leads to the nutrition of the diploë. Above these two foramina is a shallow vertical groove which bisects the occipital facet and which extends to the overhanging supra-occipital crest. Far on the left beneath the supraoccipital ridge is another large lateral occipital venous foramen which pierces the occipital bone in a latero-ventral direction.

The occipital condyle is not sessile as in the pigeons where it is also reniform. It is more than hemispheroidal as is reflected by the measurements (Table 1), and is pedunculated being well produced on a short knob which clearly juts out horizontally from the basitemporal corpus. The peduncle is markedly grooved on either side laterally, and the upper caudal border of the condyle is marked by two crenulations on its surface in the shape of a W, while the upper peduncular surface is almost flat and runs inwards to the brain cavity. There is a vertical median notch which starts from the upper margin and runs halfway only over the rounded caudal condyloid surface. The subsurface of the condyle is convex as is the caudal surface, and is demarcated by a faint transverse line from the short peduncle. Interestingly, the occipital condyle lies well



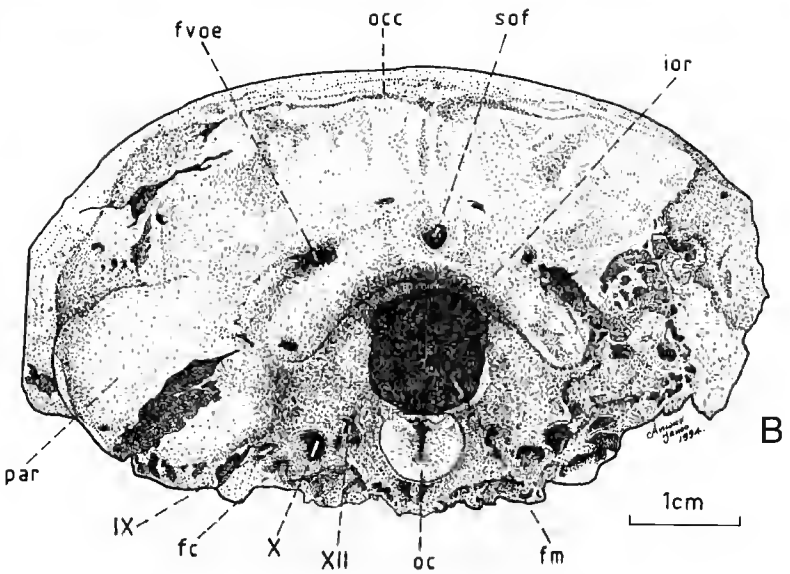


FIG. 4. — *Raphus cucullatus* (dodo). (MAD 5971 & MAD 6530). Occipital view of skull.

TABLE I. — Measurements of the skull (in millimetres)

	Height	Length	Width
Skull, total length	–	207,7	–
Calvarium	46,2	75,5	86
Upper mandible	45,5	132,2	35,5
Foramen magnum	11,6	–	10,4
Occipital condyle	6,3	6,1	7,6

above the basisphenoidal plate, and such a condition is very much in contrast with that in the Columbiformes, where the sessile reniform condyle protrudes out only slightly from the basisphenoidal platform almost at the same level, and in a specimen of *Goura cristata* examined (No 1921.262, Laboratoire d'Anatomie comparée, MNHN, Paris), the sessile condyle protrudes below the basisphenoidal plate level, and is directed downwards at an angle to the latter.

On each side of the occipital condyle are two small foramina for the hypoglossal nerve (XII, Fig. 3B). On the right side, external to the hypoglossal nerve is the vagal foramen (X, Fig. 3B). Still laterally to the latter is a large opening leading to the tympanic cavity. Rostral to the latter is the *foramina caroticum* whose direction is oriented obliquely towards the midline in the basisphenoidal region, to meet its counterpart from the opposite side.

On the visceral cranium: the *termina distalis* of the premaxillary is hooked and lacks its pointed tip. It is high and thick transversely, giving the expanded apex a spoon shape in ventral view (see Fig. 3). The curved surface is perforated by numerous nutritional foramina, and the palatal surface of the upper mandible is deeply cupped. The *tomium maxillare* is sharp and curves slightly inwards, and presents some irregular outgrowths on its inner left hand border.

The nasal processes of the premaxillary are thick and have an elliptical transverse section in the horizontal portion. Their inner edges (maxillo-palatina) run almost parallel to each other forming a very narrow median palatal cleft, while the outer ones are concave, expanding laterally and increasing in depth as they ascend towards the nasals and in doing so, they taper away giving a flat cranial end.

Ventrally, only the proximal portions of the palatines corresponding to the *zona elastica palatina* are retained in this specimen. A small projecting spur arises just in front of the junction of the palatines with the premaxillary and is directed backwards. Two large foramina are present on the sub-surface of the premaxillaries caudad to their junction with the departure of the palatines. The first appears as a deep external groove at the divergence of the nasal and maxillary processes, leading to a canal running through the nasal branch up to the rostral part of the premaxillary. It is flanked by another profound canal, internal this time, which follows the same direction inside the nasal branch of the premaxillary towards the distal termina.

The frontal process of the premaxillary is wide at its departure from the rostral end, and its breadth diminishes midway along the axis, widening again as it reaches the naso-frontal region caudad. It is convex transversely and angular in section and thus presents a keel in its rostral ventral surface which flattens off gradually as it proceeds caudad, thinning away at the cranial extremity.

As stated above miscellaneous fragments have been identified (see Fig. 5) and obviously do not belong to the above described skull:

- a fragment of the premaxillary, the *termina distalis*, viewed ventrally (A, MAD 5986);
- two fragments of the auditory region (B, MAD 5988 and C, MAD 5987);
- two frontal processes of the premaxillary (D, MAD 5984 and E, MAD 5983);
- one fragment of the supraorbital region (F, MAD 5985);
- the rear part, articular region of the right mandible (G, MAD 5989).

TAXONOMY

As regards the systematic position of the dodo, there has been much speculation since its discovery. Primarily regarded as a curiosity, it has been placed among the Gallinaceous birds and later it has been affined to the Vultures (BLAINVILLE 1835). CUVIER (1797) succinctly mentioned the dodo in a short note under the Struthious birds in his *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. REINHARDT (1843), comparing the shape of the beak with that of the pigeons, postulated that the dodo was to be affined to the Columbiformes. In their analysis STRICKLAND & MELVILLE compared the dodo to the raptores, to which group BLAINVILLE had before related the dodo to, and they concurred with REINHARDT's hypothesis that the dodo was a giant dove grotesque in its development, but a member of the pigeon order nevertheless. Hence since the authoritative monograph of STRICKLAND & MELVILLE (1848), the dodo and the solitaire have been placed next to the pigeons. The same stance had been taken by OWEN, NEWTON, and most authors followed their position. BRANDT (1848) was of the idea that the dodo was close to the plovers, but he later followed the STRICKLAND & MELVILLE's hypothesis.

STRICKLAND & MELVILLE have compiled the literature pre-1848 in their monograph on The Dodo and Kindred birds. Other "dodologists" have successively done the same, namely OUDEMANS (1917), LAMBRECHT (1930) and HACHISUKA (1953) who published his monograph entitled *Mascarene Islands Birds*, a remake based on STRICKLAND & MELVILLE's.

Dodo systematics inevitably brings into question the lesser known solitaire, and as a matter of fact, both species are placed in the family Raphidae, though some authors have suggested a separation of the two into different families: Raphidae and Pezophapidae (*sic* HACHISUKA 1953), on the basis that the differences are too important for a grouping under the single family of Raphidae. This view had been proposed as early as 1866 by GERVAIS & COQUEREL. MARTIN (1904) had done an osteological study of the Columbiformes and assigned *Raphus* and *Pezophaps* to the suborder Didi in their respective families Didiidae and Pezophabidae.

HACHISUKA (1937) had used illustrations to hypothesize two reputed Réunion Island species. He was convinced that Réunion Island must have housed a related form of the Mauritius dodo, namely a "White Dodo" *Victoriornis imperialis* Hachisuka, and another Didine bird closely related to the Rodrigues solitaire, *Ornithaptera solitaria* Sélys Longchamp. The latter are until now only known through the records of 16th century travellers, stories which are somewhat contradictory. The formalization of such species on speculative grounds, in a phylogenetic context, is to be rejected on the basis that no birds bones akin to dodo or solitaire have been retrieved from Réunion Island. Recently, COWLES (1987, 1994) reported the existence of sub-fossil bird

A
B
C
F
MAD5984
MAD5983
D
E
G
2cm

species from Réunion Island, but nothing to do with any of the two didine birds. Other birds remains from Réunion Island include an ibis *Borbonibis latipes* (MOURER-CHAUVIRÉ & MOUTOU 1987) which MOURER-CHAUVIRÉ *et al.* (1995) consider as the "Réunion Solitaire", and a Strigidae *Mascarenotus grucheti* (MOURER-CHAUVIRÉ *et al.* 1994). But of the mysterious Réunion white dodo *Victoriornis imperialis* (HACHISUKA 1937), or of the Réunion solitaire *Ornithaptera solitaria* (SÉLYS-LONGCHAMPS 1848), nothing has been recorded so far, and they could prove to be a hoax.

In his classification of birds, which has been criticized, VERHEYEN (1957) divided the Columbiformes into three groups, thus giving a twist to the classification of the pigeons. He included the Raphinae (Raphini and Pezophabini) among the Caloenididae, together with the Gourinae and the Caloenidinae, whereas the *Didunculus strigirostris* which was assumed to be a species close to dodo and solitaire, is placed under the Duculidae.

LÜTTSCHWAGER (1959) had suggested an affinity of *Raphus* and *Pezophaps* to the Rallidae, but his hypothesis was not accepted in the classifications that followed after, being considered as counter-current to the regnant classification. STORER (1970) has also suggested that the dodo and the solitaire must be placed in separate monotypic families, reasoning that as the rafting of a large flightless bird between two such islands is extremely unlikely, there is strong possibility that they were independently derived from flying ancestors. This hypothesis is in opposition to that of OLSON (1971) which proposed that a common flying ancestor underwent independent evolution after colonising the islands.

CRACRAFT (1981) maintains the dodo and the solitaire in the Columbidae, on the basis that giving family rank status to them would imply a sister-relationship with the columbids, arguing that the systematic problem is to identify their close relatives within the columbids. MLIKOVSKY in his classification (1985) supported LÜTTSCHWAGER's hypothesis of a relationship of dodo and solitaire with the Rallidae, but this did not receive much attention.

BROM & PRINS (1989) in a microscopic analysis on the head feathers of the Oxford dodo head had shown that the feather fragments belong to the pennaceous type and not to the "downy" type as had been described by the earlier authors. Their study showed that synapomorphies for rallid and columbid feather characters are unavailable, and thus they retained *Raphus* in the Columbidae. MOSELEY (1885) had beforehand stated the unique characteristics of the dodo head feathers which are set in triads, a feature unknown among birds.

Using mechanical models based on many 16th century paintings, and mathematical approach, KITCHENER (1993) has suggested a leaner-looking appearance than had been hitherto depicted for the dodo. LIVEZEY (1993) in his ecomorphological review based on mensural data, suggests that their giantism could be due to unquenched ontogenetic life histories leading to paedomorphic species. He includes dodo and solitaire among the Columbiformes and as regards their phylogeny, proposes all possibilities of monophyly, paraphyly and polyphyly.

FIG. 5. — *Raphus cucullatus* (Dodo). Fragments from the CARIÉ collection. A, MAD 5986, upper mandible, *termina distalis* (Dodo) in ventral view. B, MAD 5988, basicranium fragment, ear region. C, MAD 5987, fragment of the internal ear region, with remnants of the semicircular canals. D and E, MAD 5984 and MAD 5983, two specimens of frontal processes of the premaxillary. F, MAD 5985, fragment of the frontal, orbital region. G, MAD 5989, rear part of the lower mandible, dorsal view, with the quadrato-mandibular articulatory surface.

DISCUSSION

CRACRAFT (1981) proposed the first attempt towards a phylogenetic (cladistic) approach to the classification of Recent birds, and be classified twenty orders of birds into nine divisions, among which the Division 5 constitutes the three following orders: the Gruiformes, the Charadriiformes and the Columbiformes (Fig. 6). Later in another review on the major clades of birds, he included the Ardeids in the same division (node 13 of Fig. 9.1, CRACRAFT 1988) and he indicated that "the Gruiformes, the Charadriiformes, the Columbiformes together with the Ardeidae, are closely related on the basis of two characters, but that character-state distributions are not clear-cut." These are:

a) the presence of schizorhinal nostrils;

b) the possession of a well-marked, derived condition of the vomer.

According to CRACRAFT, the plesiomorphic condition of the nostrils is the holorhinal state, and within this interpretation the Ardeids and some gruiform families are considered as being secondarily holorhinal (CRACRAFT 1982b).

Considering the second character, the vomer is not present in all birds, as for example it is weakly developed in the galliforms (BAUMEL 1979). In the gruiforms, charadriiforms and ardeids, the vomer is variable in shape, with modification in some gruiform and charadriiform families. Concerning the Columbiformes, they have lost the vomer entirely (CRACRAFT 1988), which could be regarded as a further derived condition on the same trend.

However, the complete loss of the vomer among the Columbiformes as stated by CRACRAFT (1988) does not seem to be a generalised condition, as SHUFELDT (1901) indicated that the vomer may or may not be present in the pigeons, and MARTIN (1904) has noted an ossified vomer in *Didunculus strigirostris*. HUXLEY (1867) noted that in the Columbidae the vomer is very slender.

The vomer morphology has not been given much concern in anatomical studies, however it appears to be considerably variable at least at the level of universality of the Division 5 (*i.e.* the clade comprising the Gruiformes, the Charadriiformes and the Columbiformes, CRACRAFT 1981) constituting then a potential source of phylogenetically informative characters. FJELDSÅ has argued that functional aspects of variations in vomer and sphenoid have not been evaluated and hence their systematic bearings are to be undertaken. Regarding the state of the vomer in dodo, STRICKLAND & MELVILLE only mentioned the absence of an ossified vomer in their anatomical study of the dodo head which is now kept in the Oxford Ashmolean Museum. However it is important to notice that the apex of the parasphenoidal rostrum which normally adjoins the vomer, appears to be broken as shown in their illustration of the head in ventral view (plate IX, Fig. 2, *The Dodo and its Kindred*, STRICKLAND & MELVILLE 1848), and hence invites scepticism to accept this as an absence of this bone in the dodo.

Considering the skull described here, the vomer is definitely not present, and hence sheds no more light on the state of this bone in the dodo. We can only suggest that its absence is due either to a maintenance of the loss of the vomer in the Columbiformes, or simply due to bad preservation, the material being in a dismembered state and lacking the parasphenoid.

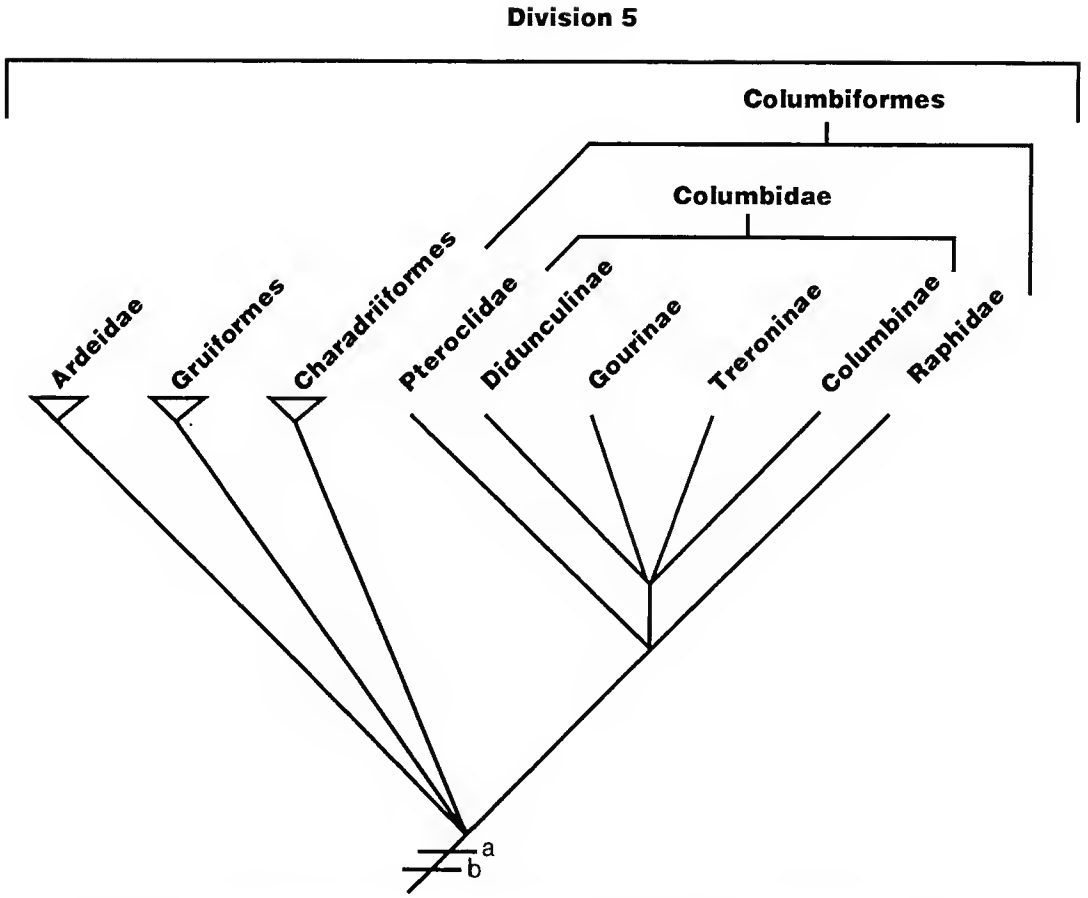


FIG. 6. — Cladogram showing the relationships among the clades of Division 5 of CRACRAFT's Classification of Recent birds (1981). Two synapomorphies support the monophyly of this division : (a) schizorhinal nostrils and (b) absence of the vomer, which is a derived condition.

RELATIONSHIPS OF THE DODO AND THE SOLITAIRE WITH THE COLUMBIDAE

The monophyly of the columbiforms is a widely accepted hypothesis, and available evidence denotes the Pteroclidae as the sister-group of the Columbidae. The extinct Raphidae are either included within the Columbidae (CRACRAFT 1981) or placed as their sister-group (WETMORE 1960). The potential evidences supporting a close relationship between the Raphidae (*i.e.* dodo and solitaire) and the Columbidae are the following:

1. absence of an ossified vomer;
2. a schizorhinal palate, not separated by an osseous *septum nasi*;
3. absence of a *processus pectinealis* (VERHEYEN 1957);
4. quadrate of columbine X-shape, with all four corners well produced (LOWE 1926);

5. presence of a *notarium*;
6. presence of a supraoccipital foramen.

These presumed synapomorphies for the sister-group relationship between the Columbidae and the Raphidae are not convincingly informative. Moreover these characters are shared by other taxa far beyond the columbiform assemblage and are most probably homoplastic. Although the monophyly of the Columbiformes is well accepted on the basis of morphological data, interrelationships within this clade have not yet received a phylogenetic analysis in cladistic terms, such that the hierarchical distribution of the taxa are not yet clearly understood, an enterprise still to be undertaken.

MONOPHYLY OF THE RAPHIDAE

A question which still prevails is the supposed monophyly of the Raphidae *sensu* WETMORE (1960), and SIBLEY & MONROE (1990). STRICKLAND and MELVILLE (1848) had already placed *Pezophaps* together with *Raphus* in the family Didinae, and pointed out the similarities and differences between the two taxa. Those listed below are in our opinion the most relevant ones.

Similarities and differences between the dodo and the solitaire (from STRICKLAND & MELVILLE, 1848)

Similarities:

1. position of the olfactory fossae, situated rostrad to the cerebral cavity;
2. ankylosis of prefontal with other elements of the cranium;
3. verticality of occipital facet with mesial supraoccipital foramen above *foramen magnum*;
4. presence of basisphenoidal tubercles.

Characters underlying the specific distinctness of the solitaire with respect to the dodo:

1. cranium narrower and longer;
2. absence of the peculiar frontal protuberance;
3. greatest breadth in front of post-orbital process;
4. orbits more excavated, with thin inter-orbital septum;
5. prefrontal less tumid, and prefronto-ethmoidal fissure not completely obliterated;
6. evasation of the turbinated ala less marked;
7. rostrum narrower;
8. pachyosteosis of the occipital region;
9. rostral mandibular foramen present.

The similarities may well be read as potential phylogenetic information (shared derived characters) supporting the sister-group relationship between these two birds. The differences as regarded as possible autapomorphies of the solitaire.

MARTIN (1904) separated the two taxa as Dididae and Pezophapidae in the suborder Didi. VERHEYEN (1957) had partly supported this view. LIVEZEY (1993) has listed 19 synapomorphic characters for dodo and solitaire, 12 of which are skeletal, the rest being putatively based on feather characteristics from paintings. These characters definitely place *Raphus* and *Pezophaps* apart from the typical columbids indicating a rupture in the basal columbid morpho-pattern (Fig. 7). Differences identified between *Raphus cucullatus* and *Pezophaps solitaria* as described

by HACHISUKA (1953) might be interpreted as autapomorphic characters linked to independent evolutionary histories, and are not cladistically informative.

The highly differentiated morphology of the dodo have led many authors to place it among different groups at various times, however here we consider *Raphus* as a columbiform (new data on this matter will be discussed in a future work).

The following is a list of potential autapomorphies hypothesized for the dodo, retrieved from a perusal of the current literature and based on personal observations on the material from the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, and the Natural History Museum, London.

APOMORPHY LIST

1. Visceral cranium longer than the *calvarium*.
2. Expanded premaxillary giving a characteristically hooked shaped *termina distalis*.
3. Nasal process of premaxillary is characteristically high and thick, approaching its opposite to form a narrow palatal cleft.
4. *Processus frontalis* and *processus palatinus* are parallel.
5. Absence of the vomer.
6. Pedunculated occipital condyle more than hemispheroidal, and above the level of basitemporal plate.
7. Flat and vertical occipital facet, *protuberentia cerebralis* absent.
8. Olfactory fossae placed immediately in front of the cerebral cavity.
9. External nares rostrally placed on the beak, each as an open oblique aperture.
10. Frontals highly expanded and bulbous.
11. Supraorbital border is linear and inclined caudad, with no lateral emargination of the frontals.
12. Angle of 55° made by *foramen magnum* plane and basicranial plane.
13. Ossified alisphenoid.
14. Interorbital septum perforated by the optic foramen only.
15. Palatines triangular in cross-section, with the *cristae lateralis* rounded off caudally, and inner cristae are smooth and protrude ventrally.
16. Pterygoids almost straight with a slight twist along its length in the median portion; sculptured and non pneumatic.
17. Pterygoid processes absent.
18. Basipterygoid processes absent.
19. Presence of a pair of expanded tuberosities on the basisphenoid.
20. Slightly pedunculated, but non sessile occipital condyle.
21. *Zygoma* curved externally.
22. *Angulus mandibulae* insignificant, the mandibular rami being horizontal.
23. Quadratomandibular articulation not perpendicular to sagittal plane but forms an angle with the latter.
24. Absence of *foramen mandibulare*.
25. *Tomium mandibulare* vertical, and not evased.
26. Spinous tubercle on ventral border of the scapula with caudal extremity rounded.
27. Absence of *rostrum sterni*, with deep emargination of rostral margin of the sternum.

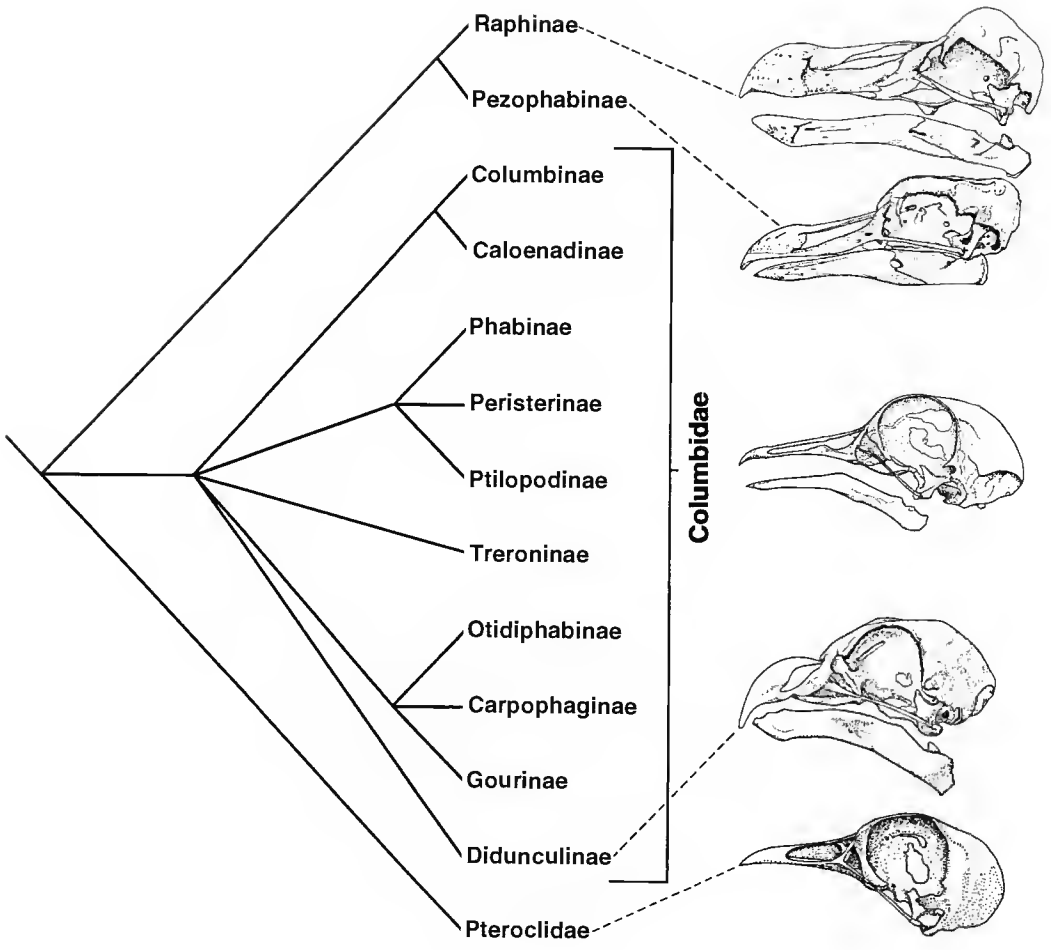


FIG. 7. — Branching diagram hypothesizing the relatedness between ingroups of the columbiform monophyletic assemblage as presented in the current literature, and partly derived from MARTIN's classification (1904) which did not consider the Pteroclidae among the Columbiformes, and have hence been included here. Adjacent skull profiles of the "aberrant" taxa (*Raphus* and *Pezophaps*) show the variations or rupture from the basal "columbine" morphoplan as indicated by the middle drawing. Despite the morphological skull divergence, *Didunculus* is a typical columbine.

28. Sternum devoid of caudal fenestration.
29. Confluence of the *cristae iliaca dorsalis* to form an elevated medial *crista dorsalis.*
30. Tabular pelvis, especially in the postacetabular region.
31. Head feathers disposed as triplets, a very derived character among birds.

Early authors have described some of the characters of the dodo (gigantism, downy feathers, flightlessness) as being aberrant with respect to the pigeons, and have tried to explain them as departures from the norm by invoking the process of heterochrony. This is of course an unfathomable question even disregarding size differences. The fossil record is rather scarce in the absence of proper fossiliferous terrain on a volcanic island, and contributes to the chasm existing between these taxa and extant species. Hence the taxonomic status of the dodo and the solitaire still awaits a reappraisal of columbiform phylogenetics in proper cladistic terms.

Acknowledgements

I wish to thank Daniel GOUJET for conferring the Mascarene material to me and for his critical comments on an earlier version of the manuscript. Comparative material of extant columbids was kindly provided by C. LEFÈVRE of Laboratoire d'Anatomie comparée, MNHN, Paris. I wish also to thank Sandra CHAPMAN (BMNH, London) for invaluable photographs and for her help during my visit at the Natural History Museum. I am grateful to D. SERRETTE and L. MERLETTE for photographs of the Paris specimen. Special thanks go to Paulo BRITO, Noredine JALIL and Leandro SALLES who made critical remarks and to C. MOURER-CHAUVIRÉ for reviewing the paper.

BIBLIOGRAPHY

ARNOLD E. N., 1980. — Recently extinct reptile populations from Mauritius and Réunion, Indian Ocean. *Journal of Zoology* London **91**: 33-47.

BANG B. G., 1971. — Functional anatomy of the olfactory system in 23 orders of birds. *Acta Anatomica* **9** (suppl. 58): 1-76.

BAUMEL J. J., 1979. — Osteologia. In *Nomina Anatomica Avium.*, BAUMEL J. J., KING A. S., LUCAS A. M., BREAZILE J. E. & EVANS H. E. (eds). Academic Press. London.

BLAINVILLE H. D., 1835. — Mémoire sur le dodo, autrement dronte (*Didus ineptus*, L.). *Nouvelles Annales du Muséum* **4** : 1-36.

BRANDT J. F., 1867. — Neuere Untersuchungen über die systematische Stellung und die Verwandtschaften des Dodo (*Didus ineptus*). *Mélanges biologiques du Bulletin de l'Académie des Sciences de Saint Pétersbourg* **6** : 233-253.

BROM T. G. & PRINS T. G., 1989. — Microscopic investigation of feather remains from the head of the Oxford Dodo, *Raphus cucullatus*. *Journal of Zoology* London **218**: 233-246.

CLARK G., 1866. — Account of the late discovery of Dodo's remains in the island of Mauritius. *Ibis* **2** (2): 141-146.

COWLES G. S., 1994. — A new genus, three new species and two new records of extinct holocene birds from Réunion Island, Indian Ocean. *Geobios* **27** (1): 87-93.

— 1987. — The fossil record. In *Studies of Mascarene Island Birds*. DIAMOND A. W. (ed). Cambridge University Press. Cambridge.

CRACRAFT J., 1981. — Towards a phylogenetic classification of the Recent Birds of the world (Class Aves). *The Auk* **98**: 681-714.

— 1988. — The major clades of birds: 339-361 in *The phylogeny and Classification of Tetrapods*, Volume 1: *Amphibians, Reptiles and Birds*. BENTON M. J. (ed.). Systematics Association Special Volume **35A**, Clarendon Press, Oxford.

CUVIER G., 1797. — *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Baudoin, Paris.

DAS A. K., 1973. — The Dodo and the Mughals. *History Today* **23**: 60-63.

DESJARDINS J., 1830. — Lettres à Cuvier. MS. Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

FJELDSÅ J., 1976. — The systematic affinities of sandgrouses, Pteroclidae. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* **139**: 179-243.

GERVAIS P. & COQUEREL C., 1866. — Sur le Dronte, à propos d'os de cet oiseau récemment découverts à l'Île Maurice. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris **62** : 924-928.

HACHISUKA M., 1937. — Revisional note on the Didine birds of Réunion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **50**: 69-72.

— 1953. — *The Dodo and kindred birds*. London: Witherby.

HUXLEY T. H., 1867. — On the classification of birds and on the taxonomic value of the modification of certain cranial bones observable in that class. *Proceedings of the Zoological Society*, London, 1867.

IWANOW A., 1958. — An Indian picture of the dodo. *Journal für Ornithologie* **99**: 438-440.

KITCHENER A., 1993. — On the external appearance of the dodo, *Raphus cucullatus* (L., 1758). *Archives of Natural History* **20** (2): 279-301.

LAMBRECHT K., 1933. — *Handbuch der palaeornithologie*. Gebruder Borntraeger (ed), Berlin.

LIVEZEY B. C., 1993. — An ecomorphological review of the Dodo (*Raphus cucullatus*) and the Solitaire (*Pezophaps solitaria*), flightless Columbiformes of the Mascarene Islands. *Journal of Zoology* London **230**: 247-292.

LOWE P., 1926. — More notes on the quadrate as a factor in avian classification. *Ibis* **68**: 152-188.

LÜTTSCHWAGER J., 1959a. — Zur systematischen Stellung der augestorbenen Drontevögel Gattung *Raphus (Didus)* und *Pezophaps*. *Zoologischer Anzeiger* **162** : 127-148.

MARTIN R., 1904. — Die vergleichende Osteologie der Columbiformes unter besonderer Berücksichtigung von *Didunculus strigirostris*. *Zoologische Jahrbucher* **20** : 167-352.

MLIKOWSKY J., 1985. — Towards a new classification of birds. *Proceedings of the International Ornithological Congress* **18** (1982): 1145-1146.

MOSELEY H. N., 1885*b*. — Feathers of the Dodo. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science* **33**: 542-543.

MOURER-CHAUVIRÉ C., BOUR R. & RIBES S., 1995. — Was the solitaire of Réunion an ibis ? *Nature*, London, **373**: 568.

MOURER-CHAUVIRÉ C., BOUR R., MOUTOU F. & RIBES S., 1994. — *Mascarenotus* nov. gen. (Aves, Strigiformes), genre endémique éteint des Mascareignes et *M. grucheti* n. sp., espèce éteinte de la Réunion. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Paris série II, **318** : 1699-1706.

MOURER-CHAUVIRÉ C. & MOUTOU F., 1987. — Découverte d'une forme récemment éteinte d'ibis endémique insulaire de l'île de la Réunion : *Borbonibis latipes* n. gen. n. sp. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris série II, **305** : 419-423.

NEWTON A. & NEWTON E., 1870. — On the Osteology of the Solitaire or Didine Bird of the Island of Rodrigues, *Pezophaps solitaria* (Gmel.). *Philosophical Transactions of the Royal Society* London **159**: 327-362.

OLSON S. L., 1971. — Independent evolution of the dodo and the solitaire. *Bird-Banding* **42**: 70.

OUDEMANS A. C., 1917. — Dodo-Studiën. Naar aanleiding van de vondst van een gevelsteen met Dodo-beeld van 1561 te Vere. *Verhandlungen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen* (2) **19** (4) : 1-140.

OWEN R., 1866. — On the osteology of the dodo (*Didus ineptus*, Linn.). *Transactions of the Zoological Society* London **6**: 49-86.

REINHARDT J. T., 1843. — Genauere Erklärung über den in Kopenhagen gefundenen Drontenkopf. *Isis von Oken* 1843 : 58-59.

SÉLYS-LONGCHAMPS E., 1848. — Résumé concernant les oiseaux brévipennes mentionnés dans l'ouvrage de MM. Strickland & Melville sur le dodo. *Revue Zoologique* 293.

SHUFELDT R. W., 1901. — On the osteology of the pigeons. *Journal of Morphology* **17**: 487-514.

SIBLEY C. G. & MONROE B. L., 1990. — *Distribution and taxonomy of the birds of the world.* New Haven, Yale University Press.

STORER A., 1970. — Independent evolution of the Dodo and the Solitaire. *The Auk* **87**: 369-370.

STRICKLAND H. E. & MELVILLE A. G., 1848. — *The Dodo and its Kindred.* Reeve, Benham and Reeve, London.

TOUSSAINT A., 1972. — *Histoire des îles Mascareignes.* Berger-Levrault, Paris.

VERHEYEN R., 1957. — Analyse du potentiel morphologique et projet de classification des Columbiformes (Wetmore 1934). *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* **33** (3) : 1-42.

WETMORE A., 1960. — A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **139** (11): 1-37.

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 79-106

Deux nouveaux Édentés (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirense* nov. gen. et nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) et *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) du Huayquérien (Miocène supérieur) de l'Altiplano bolivien

par Pierre-Antoine SAINT-ANDRÉ

Résumé. — Un glyptodontidé sclérocalyptiné, *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., est décrit dans le Huayquérien de l'Altiplano bolivien. Il s'agit d'un Lomaphorini qui présente une morphologie du tube caudal vraisemblablement dérivée et similaire à celle des espèces du genre *Trachycalyptus*, du Mésopotamien-Chapadmalalien d'Argentine. Cependant, la morphologie des plaques de la carapace dorsale est assez primitive par rapport à celle observée chez les autres Lomaphorini. Un mégathériidé nothrothériiné, *Xyophorus villarroeli* nov. sp., également du Huayquérien de l'Altiplano, représente l'espèce la plus récente de son genre.

Mots-clés. — Xenarthra, Glyptodontidae, Sclerocalyptinae, Megatheriidae, Nothrotheriinae, Huayquérien, Miocène, Altiplano, Bolivie.

Two new Edentata (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) and *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) from the Huayquerian of the Bolivian Altiplano

Abstract. — A new Huayquerian Glyptodontidae Sclerocalyptinae, *Trachycalyptus achirense* nov. gen., nov. sp., from the Bolivian Altiplano has been discovered. This Lomaphorini displays what seems to be an apomorphic state for the morphology of the tail; in this respect it is rather similar to the species of the Mesopotamian-Chapadmalalian genus *Trachycalyptus*. Nevertheless the morphology of the dorsal osseous plates is plesiomorphic in relation to that of *Trachycalyptus* and the other Lomaphorini. Another Huayquerian taxon belonging to the Megatheriidae Nothrotheriinae, *Xyophorus villarroeli* nov. sp. is described from the Bolivian Altiplano. This new ground sloth is the most recent species of the genus *Xyophorus*.

Key-words. — Xenarthra, Glyptodontidae, Sclerocalyptinae, Megatheriidae, Nothrotheriinae, Huayquerian, Miocene, Altiplano, Bolivia.

Dos nuevos Desdentados (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) y *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriidae) del Huayqueriense del Altiplano boliviano

Resumen. — Se describe un Glyptodontidae Sclerocalyptinae, *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., del Huayqueriense del Altiplano boliviano. Se trata de un Lomaphorini que presenta una morfología del tubo caudal probablemente derivada y similar a aquella de las especies del género *Trachycalyptus*, del Mesopotamiense-Chapadmalense de la Argentina. Sin embargo, la morfología de las placas del caparazón dorsal es bastante primitiva con respecto a la observada en los otros Lomaphorini. Un Megatheriidae Nothrotheriinae, *Xyophorus villarroeli* nov. sp., igualmente del Huayqueriense del Altiplano, representa la especie más reciente del género.

Palabras clave. — Xenarthra, Glyptodontidae, Sclerocalyptinae, Megatheriidae, Nothrotheriinae, Huayqueriense, Mioceno, Altiplano, Bolivia.

P. A. SAINT-ANDRÉ, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris, France.*

Abréviations. — MNHN ACH : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France (matériel provenant d'Achiri, Bolivie). MNHN BOL V : Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivie (catalogue « Vertebrados »).

INTRODUCTION

La Bolivie est, après l'Argentine, le pays d'Amérique du Sud dont les gisements fossilifères continentaux sont les plus nombreux et les plus riches en taxons (MARSHALL *et al.* 1983 ; MARSHALL & SEMPÉRÉ 1991). L'Altiplano, dans le sud-ouest de ce pays, est une zone privilégiée car il concentre un grand nombre de ces gisements. Ce fait est probablement à mettre en relation avec l'importance des phénomènes de sédimentation ayant affecté cette région durant le Cénozoïque et avec l'érosion des reliefs résultant de l'orogenèse andine. Au cours de cette orogenèse se produisirent deux crises tectoniques majeures correspondant à des modifications dans la direction de convergence des plaques Nazca et Sud-Américaine, la première (phase Aymara) entre 28-26 Ma et 20-19 Ma, la seconde (phase Quechua) entre 11-10 Ma et 6-5 Ma. Le volcanisme lié à ces recrudescences de l'activité tectonique et de l'activité magmatique entraîna le dépôt de cinérites qui sont utilisées comme niveaux-repères et pour des datations radiométriques.

L'un des gisements tertiaires de l'Altiplano les plus riches en spécimens et en taxons est celui situé près du village d'Achiri (Departamento La Paz, Provincia Pacajes) à 17°12' S et 69°00' W (*vide* carte ci-dessous), dans le membre 6 de la Formation Mauri.

La faune du gisement d'Achiri comprend un marsupial borhyaenidé (VILLARROEL & MARSHALL 1983), un hégétothériidé, deux mésothériidés décrits par VILLARROEL (1974), un toxodontidé haplodonthériiné (SAINT-ANDRÉ 1993), un toxodontidé *incertae sedis* (MADDEN 1990), un chinchillidé lagostomyiné indéterminé, deux dasypodidés, un glyptodontidé sclérocalyptiné et un mégathériidé nothrothériiné. Ce sont ces deux derniers taxons que nous étudions dans le présent article, après un bref aperçu de la géologie de la Formation Mauri.

FORMATION MAURI

Dans la Cordillère occidentale et l'ouest de l'Altiplano, à l'ouest de la faille de San Andrés, la Formation Mauri repose en discordance sur la Formation Berenguela ; cette dernière est constituée de grès et attribuée au Tertiaire inférieur et même, plus précisément, à l'Éocène (MARTINEZ 1980), tout au moins pour sa partie sommitale.

La Formation Mauri, puissante d'environ 1 100-1 500 m, est une série volcanique et volcano-sédimentaire s'enrichissant « en termes volcaniques vers l'Ouest » (MARTINEZ 1980). Des niveaux sédimentaires gréseux ou conglomératiques s'intercalent entre des coulées de laves, « puissantes de plus de 100 m » (*ibid.*), des tufs pyroclastiques et des cinérites.

Le sommet de la Formation Mauri est tronqué par une surface d'érosion fossilisée par la Formation ignimbritique Perez (Pliocène) au Nord du Río Mauri.

Cette série est constituée de six membres (SIRVAS & TORRES 1966) entre lesquels on n'observe pas de discordance angulaire (MONTES DE OCA *et al.* 1963) :

– le membre 1 (100 m), volcano-détritique est principalement gréseux ; le grain est fin à moyen et la stratification est entrecroisée ; il existe des niveaux de tufs ;

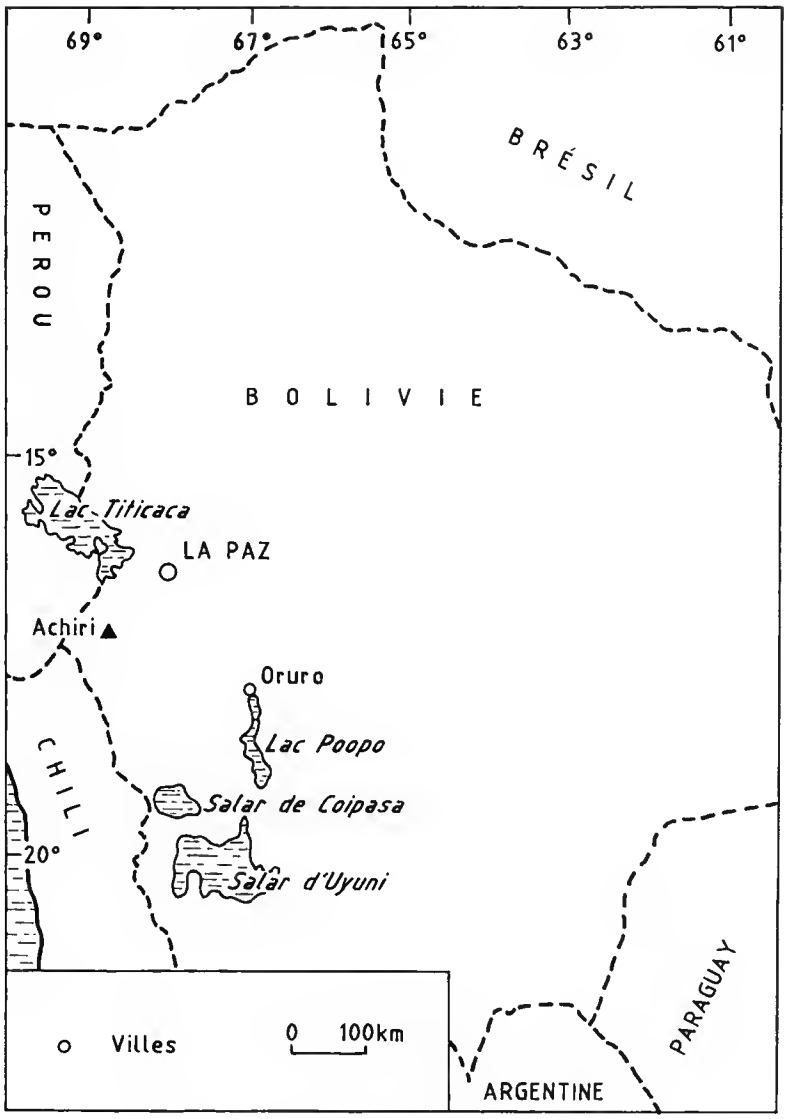
– le membre 2 (60 m) est principalement composé de laves avec quelques intercalations de grès et de tufs ;

– le membre 3 (90 m) est conglomératique à la base ; le reste est une alternance de grès et de conglomérats tufacés ;

– le membre 4 (15 m) correspond à une seule coulée de lave ;

– le membre 5 (300 m) possède une base conglomératique; le reste est du fluviatile en tresse à grain fin à moyen;

– le membre 6, d'environ 500 m d'épaisseur, est surtout gréseux et contient deux épais niveaux de tufs (équivalents probables des tufs Callapa et Ulloma de la Formation Totora); ceux-ci ont permis des datations radiométriques d'autant plus intéressantes que cette séquence a livré



Carte de localisation du gisement huayquérien d'Achiri.

une faune recueillie en différentes localités, dont plusieurs autour d'Achiri et sur lesquelles nous avons concentré notre prospection.

Les membres 1 à 4 sont de couleur dominante foncée alors que les membres 5 et 6 sont plus clairs. La série sédimentaire est granocroissante du membre 1 au membre 3, granodécroissante du membre 4 au membre 6.

DATATION DE LA FORMATION MAURI

Le membre 2 de la Formation Mauri a été daté à 25,25 ± 1 Ma par DEPACHTERE *et al.* (1984), 25,2 ± 1,0 Ma par LAVENU *et al.* (1989). Le membre 4 a fourni une date de 26 Ma (EVERNDEN *et al.* 1977 – *qui attribuent la lave échantillonnée à la Formation* « Charaña y Peréz » –, cité 25,6 Ma par LAVENU 1986).

À quelque 1 500 m au-dessus de la base de la formation, dans le membre 6, un tuf situé sur le versant nord de Cerro Hakakota, à 12 km au sud-est de Santiago de Machaca a donné un âge de 10,5 Ma (EVERNDEN *et al.* 1977); c'est sous ce tuf que BERRY (1922) a récolté une flore fossile. C'est ce même tuf qui, échantillonné à Jankho Jakhe Alto, à 6 km à l'ouest d'Achiri par MARSHALL *et al.* (1992) a donné, par la méthode $^{40}K/^{40}Ar$ sur biotite, un âge de 10,45 ± 0,4 Ma et, par la méthode $^{40}Ar/^{39}Ar$ sur sanidine, 10,35 Ma, mesures correspondant parfaitement à l'âge donné par EVERNDEN pour le tuf de Cerro Hakakota. C'est à environ 300 m au-dessus de ce tuf que se trouvent les niveaux à mammifères fossiles prospectés.

À l'ouest de San Andrés de Machaca, dans des niveaux répertoriés comme « Mauri Fm. équivalent » par EVERNDEN *et al.* (1966; 1977), immédiatement sous la Formation Perez d'âge pliocène, se trouvent des roches sédimentaires qui constituent une transition lithologique entre le faciès volcanique de la Formation Mauri caractéristique du centre du bassin : leur date K-Ar est de 8,0 Ma (EVERNDEN *et al.* 1977). La paléofaune d'Achiri semble donc pouvoir être située dans un chronomère borné par les dates fournies par ces deux tufs : 10,35 Ma et 8,0 Ma, ce qui la place dans le Miocène supérieur. Pour MARSHALL *et al.* (1992), une limite supérieure de la Formation Mauri est donnée par la datation, par LAVENU *et al.* (1989), à 7,6 Ma d'une coulée andésitique de la base de la Formation Cerke; cette dernière repose en discordance sur le sommet de la Formation Mauri.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Infra-ordre CINGULATA Illiger, 1811
Super-famille GLYPTODONTOIDEA Burmeister, 1879
Famille GLYPTODONTIDAE Burmeister, 1879
Sous-famille SCLEROCALYPTINAE Trouessart, 1898

DIAGNOSE. — Long étui caudal formant un tube cylindro-conique; pouce tendant à disparaître au pied et à la main.

Tribu LOMAPHORINI Hoffstetter, 1958

DIAGNOSE. — Plaques faiblement unies entre elles, les indentations n'occupant pas toute l'épaisseur des faces latérales; les sutures sont toujours ouvertes, surtout du côté interne. Les sillons radiaires séparant les figures

périphériques ont tendance à s'effacer. Tube caudal conique ou subcylindrique, formé de plaques polygonales distinctes, à zone périphérique réduite ou absente et comportant toujours deux grandes plaques terminales et un nombre variable de plaques latérales (comme chez d'autres sclérocalyptinés).

Genre **TRACHYCALYPTOIDES** nov. gen.

DIAGNOSE. — La même que pour l'espèce.

DERIVATIO NOMINIS. — Nom formé par l'addition du suffixe *-oides*, de *eidos*, substantif neutre, signifiant « forme, image », au nom générique *Trachycalyptus*. Le nouveau nom signifie « qui ressemble à *Trachycalyptus* ».

Trachycalyptoides achirense nov. gen. et nov. sp.

DIAGNOSE. — Lomaphorini dont les plaques de la carapace dorsale montrent une figure centrale un peu déprimée et des figures périphériques distinctes et séparées par des sillons moins nettement dessinés que ceux qui peuvent être observés chez *Sclerocalyptus*. Tube caudal formé de plaques polygonales sans figures périphériques, comme chez *Trachycalyptus*; 5 plaques latérales de chaque côté (outre les deux plaques terminales caractéristiques de la tribu). Cinq anneaux caudaux entre le tube caudal et la carapace dorsale.

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom du village d'Achiri près duquel ont été trouvés les spécimens décrits dans cette étude.

HOLOTYPE. — MNHN ACH 83 : fragments de carapace dorsale, tube caudal et reste des trois derniers anneaux caudaux, mandibule : fragments de crâne avec arc zygomatique gauche et partie postérieure du maxillaire droit. Ce matériel provient du Cerro Balcunani, près du village d'Achiri et a été récolté par la mission HOFFSTETTER-LAVENU 1976.

AUTRE MATÉRIEL. — MNHN BOL V 3346 : carapace dorsale, membre postérieur gauche. — MNHN BOL V 3297 : carapace dorsale, partie distale du tube caudal, hémimandibule gauche, Ces deux spécimens proviennent du Cerro Pisakerí, près du village d'Achiri et ont été respectivement récoltés par les missions IFEA-GEOBOL d'août et d'octobre 1989.

FORMATION ET AGE. — Ces fossiles ont été découverts dans les sédiments du membre 6 de la Formation Mauri, au-dessus d'un tuf volcanique (toba Ulloma) daté à 10,5 Ma ; ils appartiennent à une faune que MARSHALL & SEMPÉRE (1991) considèrent comme huayquérienne.

DESCRIPTION

Crâne (Fig. 1)

Le crâne de l'holotype MNHN ACH 83 du sclérocalyptiné d'Achiri a été en grande partie entamé par l'érosion; il en reste la partie antérieure en dessous d'un plan passant par l'orbite à gauche et les maxillaires dont seule une partie de celui de droite peut être observée; il n'a pu être détaché de la mandibule qui est presque complète. L'arc zygomatique gauche, en partie conservé, présente un processus descendant plus court que chez *Glyptodon*. Le bord postérieur de l'orbite est plus haut que chez ce dernier genre, ce qui confère à cette partie de l'arc zygomatique une épaisseur plus grande au niveau de la suture entre le maxillaire et le squamosal.

La partie conservée du crâne n'ayant pu être séparée de la mandibule, la dentition supérieure n'a pu être étudiée à gauche. Du maxillaire droit, seul a été conservé un fragment situé au niveau du bord antérieur de la branche ascendante de la mandibule (qui a été brisée à cet endroit). Les trois dents que porte ce fragment présentent une face latérale fortement trilobée. C'est latéralement au niveau de la deuxième de ces trois dents que devait se trouver le bord antérieur

FIG. 1. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN ACH 83 (holotype), fragment de crâne et mandibule, vue latérale gauche.. Échelle 1 cm.

de la branche ascendante de la mandibule; chez *Glyptodon*, la dent située dans cette position est la M6; les trois dents visibles sur le maxillaire droit MNHN ACH 83 peuvent donc être les M5, M6 et M7.

Dentition inférieure (Fig. 2A-B)

Seules les huit dents de l'hémimandibule gauche MNHN BOL V 3297 ont pu être étudiées avec quelque détail :

– le fût extra-alvéolaire de m1 n'a pas été conservé mais la section laisse deviner une face labiale aplatie et une face linguale convexe;

– m2 est plus grande que m1 et présente une face linguale convexe; la face labiale montre une très faible trilobulation liée à l'existence d'un pilier médian, quoique sur MNHN ACH 83

ce pilier soit très faiblement marqué et que la face labiale paraisse plutôt concave. L'extrémité antérieure est plus large que l'extrémité postérieure;

– m3 est distinctement trilobée labialement et ne l'est que très faiblement lingualement sur MNHN BOL V 3297; cette dernière face semble même totalement convexe sur MNHN ACH 83;

– m4 est trilobée sur ses deux faces labiale et linguale mais les sillons labiaux sont distinctement plus marqués que les sillons linguaux; le lobe antérieur possède une face antéro-labiale aplatie. La face postérieure du lobe postérieur est également aplatie dans le même sens;

– les m5, m6 et m7 sont semblables entre elles : les sillons labiaux et linguaux sont plus profonds que sur m4. Comme sur cette dent, le lobe antérieur possède une face labiale aplatie. La face postérieure de la dent est aplatie ou légèrement convexe. Les axes transversaux du lobe

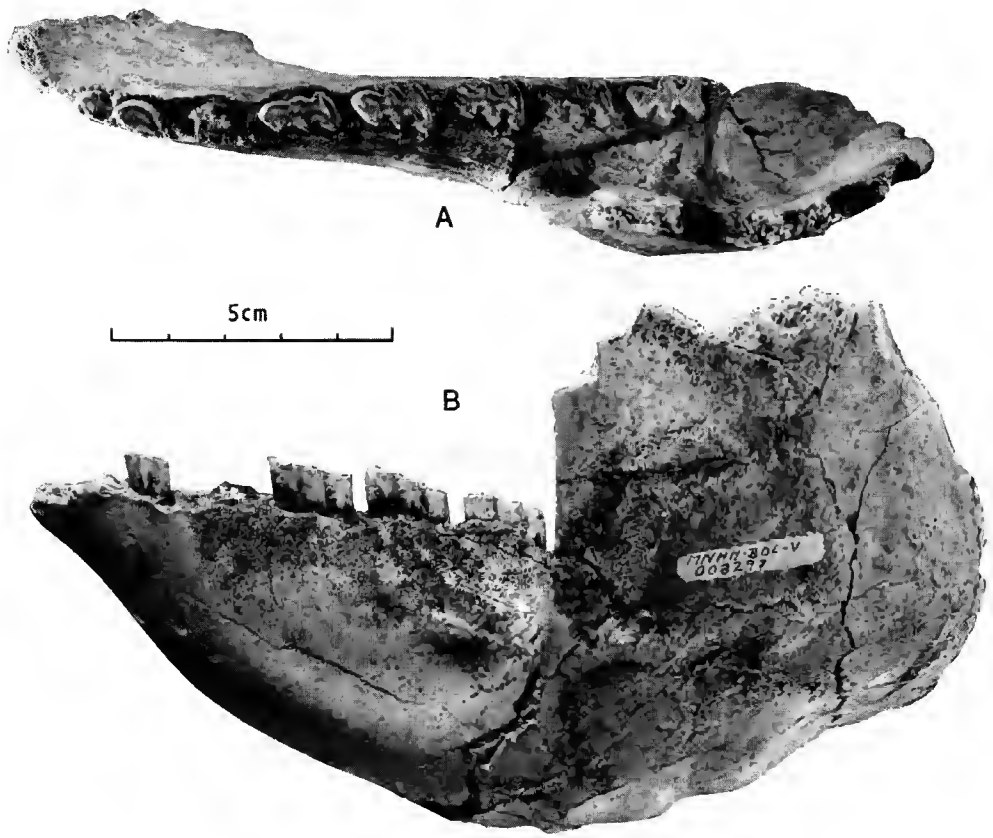


FIG. 2. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN BOL V 3297, hémimandibule gauche. A, vue latérale; B, vue occlusale.

médian et du lobe postérieur sont obliques par rapport au grand axe antéropostérieur de la dent et sont dirigés lingualement vers l'avant;

– m8 ressemble aux trois dents immédiatement antérieures mais l'axe transversal du lobe médian est perpendiculaire au grand axe antéropostérieur; la face postérieure est concave, en relation avec la bifurcation de la vasodentine centrale.

Dentaire (Fig. 2A-B)

Par rapport à *Sclerocalyptus ornatus*, le dentaire de *Trachycalyptoides achirense* présente des caractères plus primitifs. La branche horizontale est proportionnellement beaucoup plus haute et, si le processus angulaire est bien développé et séparé du condyle par un contour postérieur de la branche ascendante concave (et non pas rectiligne comme chez *Glyptodon*), le bord antérieur de cette même branche ascendante est davantage vertical qu'incliné vers l'avant de bas en haut. La symphyse mandibulaire s'étend vers l'arrière jusqu'à la m4. Près de la symphyse, sous le bord édenté antérieur du plan alvéolaire, dans la moitié supérieure de la branche horizontale, s'ouvre vers l'avant un foramen mentonnier d'assez grande dimension; plus en arrière, à mi-hauteur de la branche horizontale, sous le diastème m2-m3 et sous m3, s'ouvrent deux autres foramens de diamètre nettement plus faible. À partir de m3 et vers l'arrière, la surface latérale de la branche horizontale est relativement plane.

Le bord latéral de la branche ascendante, en général légèrement convexe, présente, dans la moitié antérieure, une « bosse » allongée dorsoventralement au niveau du plan occlusal. C'est approximativement au même niveau que se situe le bord postérieur du processus angulaire.

Le bord inférieur de la mandibule s'abaisse régulièrement de l'extrémité antérieure de la symphyse jusqu'au niveau du bord antérieur de la branche ascendante; puis il remonte vers l'arrière en direction du processus angulaire mais de manière moins régulière puisqu'il présente deux bosses sous la moitié antérieure de la branche ascendante.

Fémur (Fig. 3)

Le fémur gauche MNHN BOL V 3346 est celui d'un animal encore jeune : l'épiphyse distale n'est pas encore soudée à la diaphyse. Sa taille est comparable à celle de *Propalaehoplophorus australis*, mais il est beaucoup plus robuste. Comme chez ce dernier, la tête articulaire est allongée antéropostérieurement, étroite médiolatéralement et inclinée vers l'avant, alors qu'elle est un peu plus élargie postérieurement en direction médiolatérale chez *Sclerocalyptus ornatus* et qu'elle est de contour nettement plus circulaire chez *Glyptodon* et *Panochthus*.

Le grand trochanter s'élève bien au-dessus de la surface articulaire de la tête, ainsi qu'il en va chez *Propalaehoplophorus* et *Sclerocalyptus*; néanmoins, chez ce dernier, l'échancrure sigmoïde séparant ce trochanter de la tête est moins profond que chez le glyptodontidé d'Achiri et *Propalaehoplophorus*. Chez *Glyptodon* et *Panochthus*, le grand trochanter ne dépasse pas le niveau de la tête.

La base du troisième trochanter (lequel n'a pas été conservé) est située haut, immédiatement en dessous de la moitié de la diaphyse, comme chez *Propalaehoplophorus*, et, comme chez ce dernier, bien séparée de l'épicondyle latéral par le bord de la diaphyse, vertical à cet endroit.

La région distale de l'os est plus élargie que chez le genre santacruzien *Propalaehoplophorus*. La facies patellaris est plus profonde que chez *Glyptodon*, semblable à celle de *Sclerocalyptus*, quoique le bord médial, sur la face antérieure, soit moins élevé par rapport au bord

FIG. 3. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN BOL V 3346, fémur gauche, vue antérieure. Échelle 1 cm.

latéral. L'extrémité articulaire distale est cependant proportionnellement moins étirée médiolatéralement que chez *Sclerocalyptus*.

Carapace dorsale (Figs 4A, 5A)

La carapace MNHN BOL V 3297 est représentée par une portion importante ne comportant pas l'extrémité antérieure : ce morceau de carapace est constitué par une vingtaine de bandes de plaques. Ces bandes ne se divisent pas sur les côtés comme cela peut être observé chez *Propalaehoplophorus* (*vide* SCOTT 1903) mais les bords antérieur et postérieur des plaques sont plus régulièrement alignés vers les bords latéroventraux qu'au niveau du sommet de la carapace.

La morphologie des plaques varie avec leur position sur la carapace. Les plaques les plus grandes sont situées sur la face dorsale; la taille a tendance à diminuer en direction des bords latéroventraux.

La structure générale de ces plaques est celle d'un polygone pentagonal à hexagonal montrant une figure centrale légèrement surélevée par rapport aux figures périphériques et séparée d'elles par un sillon bien marqué, ce qui n'est pas le cas chez *Trachycalyptus connexus* Castellanos 1929, chez lequel la figure centrale n'est pas bien délimitée et chez lequel la surface des plaques est ponctuée d'orifices de grande taille et dépourvue de sillons bien différenciés. Chez *Trachycalyptoides achirense*, la figure centrale, quasi circulaire, est souvent légèrement déprimée en son centre; elle est souvent excentrée et quelque peu déplacée vers l'arrière de la plaque; ce fait peut également être observé chez *Glyptodon* et *Propalaehoplophorus*. La zone périphérique est donc antéropostérieurement asymétrique sur beaucoup de plaques, la partie antérieure étant plus large que la partie postérieure, laquelle peut parfois être très réduite, en particulier au niveau des régions latéroventrales de la carapace. Cette zone périphérique est subdivisée en plusieurs figures séparées par des sillons peu marqués, à l'intersection desquels avec le sillon entourant la surface centrale, s'ouvrent des orifices d'assez gros diamètre. Sur beaucoup de plaques latérales et latéroventrales, la zone périphérique antérieure est subdivisée en trois ou quatre figures alors que la zone périphérique postérieure ne présente pas ce type d'ornementation du fait de sa très grande étroitesse.

Sur les plaques en position plus dorsale, la zone périphérique postérieure est plus large, parfois comparable à la zone antérieure, et marquée de figures «bosselées» semblables à celles de la zone antérieure; les zones périphériques latérales, bien que plus étroites, peuvent présenter des traces de ce type d'ornementation, et la figure centrale est alors entourée d'une douzaine à une quinzaine de ces figures périphériques, bien visibles mais assez mal délimitées du fait de la forme mal définie des sillons radiaires.

Les plaques latérales, assez petites, ne montrent de zone périphérique marquée de trois ou quatre figures que sur leur bord dorsal.

Les plaques de la rangée la plus postérieure et qui devaient surplomber *in vivo* la partie antérieure du premier anneau caudal, sont totalement dépourvues de zone périphérique postérieure, le bord postérieur de la figure centrale faisant office de bord postérieur de la plaque.

Anneaux caudaux (Figs 4B, 5B)

La pièce MNHN ACH 83 montre des restes des trois derniers anneaux caudaux; la photographie du spécimen dont elle provient, publiée par HOFFSTETTER (1982), laisse penser qu'il existait cinq anneaux emboîtés les uns dans les autres entre le tube caudal et la carapace dorsale.

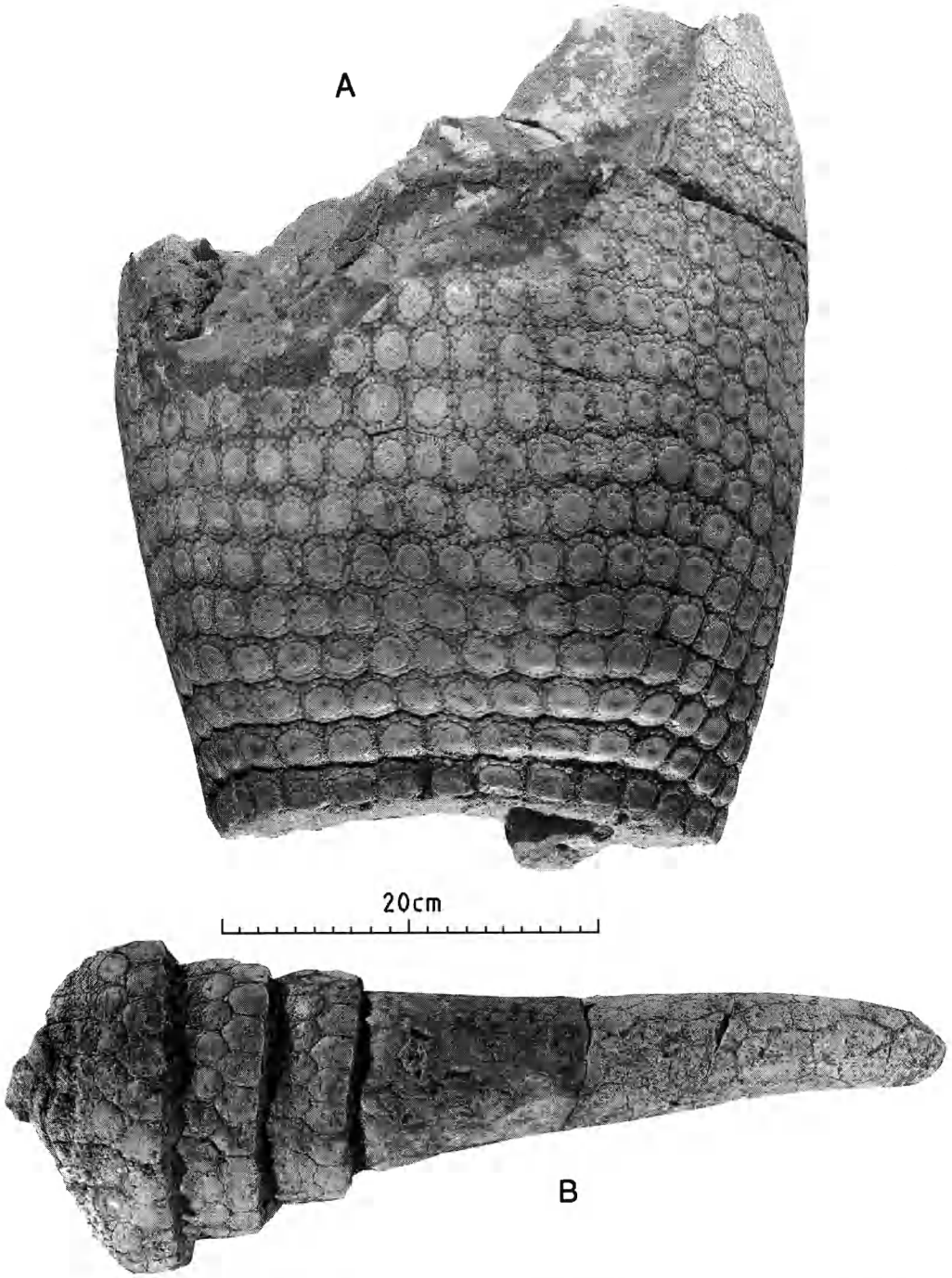


FIG. 4. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN BOL V 3297. A, carapace dorsale, vue dorsale ; B, tube et anneaux caudaux, vue dorsale.

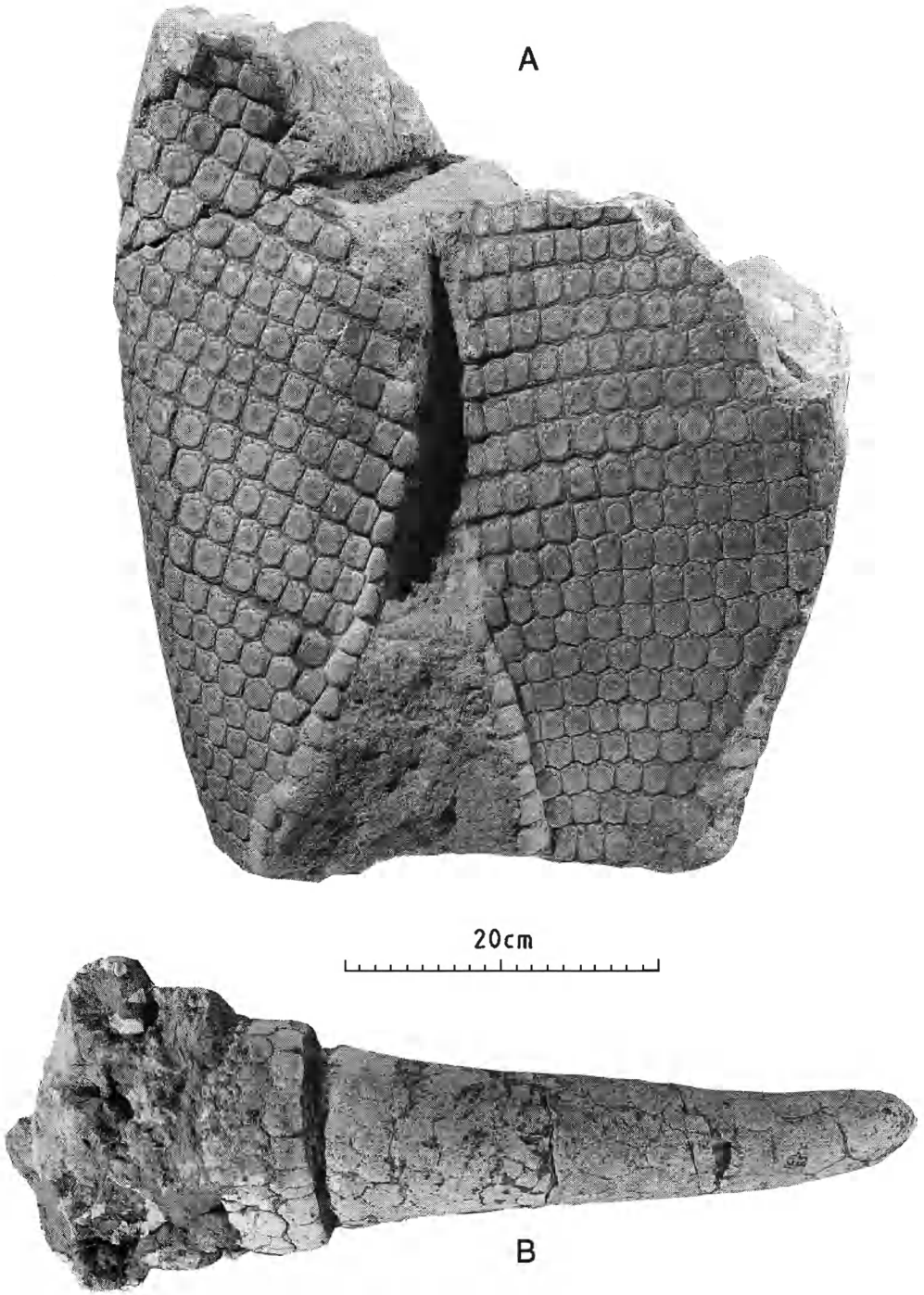


FIG. 5. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN ACH 83 (holotype). A, carapace dorsale, vue ventrale ; B, tube et anneaux caudaux, vue ventrale.

Chaque anneau est constitué de deux rangées de plaques; les plaques de la rangée postérieure sont grossièrement de contour pentagonal, leur bord postérieur constituant le bord postérieur libre de l'anneau est de plus grande dimension qu'aucun des quatre autres bords de ces mêmes plaques; les deux bords latéraux sont parallèles et les deux bords antérieurs convergent et forment un angle aigu ou obtus s'insinuant dans l'échancrure laissée entre le bord postérieur de deux plaques contiguës de la rangée antérieure (proximale) de l'anneau.

Celles-ci sont plus complexes que les plaques de la rangée distale : leur tiers postérieur porte une figure lisse de contour elliptique et de grand axe médiolatéral dans l'antépénultième anneau, de contour grossièrement circulaire dans le pénultième et de contour plutôt hexagonal d'angle postérieur bien marqué dans l'anneau le plus distal; cette figure est séparée par un sillon d'une zone plus antérieure dans laquelle peuvent se distinguer (surtout au niveau du pénultième anneau) des sillons radiaires peu marqués. Cette zone est à son tour précédée par une rangée de quatre à cinq gros orifices probablement pilifères, en avant desquels la partie la plus antérieure et la plus basse de ces plaques devait être *in vivo* couverte par la rangée de plaques postérieures de l'anneau précédent.

Tube caudal (Figs 4B, 5B, 6A-C)

Le tube caudal MNHN ACH 83 (Fig. 4B, 5B) est assez mal préservé mais nous disposons, avec la pièce MNHN BOL V 3297 (Fig. 6A-C), de la moitié postérieure en bon état d'un tube caudal. Cette pièce est de forme conique très allongée. L'apex en est relativement aigu par rapport à ce qui peut être observé chez *Lomaphorus* et *Trachycalyptus* (*vide in* CASTELLANOS 1929).

La face ventrale de la pièce MNHN BOL V 3297 est légèrement convexe vers le bas. La face dorsale est plane.

L'extrémité du tube est constituée de deux grosses plaques (une à droite, l'autre à gauche) dont CASTELLANOS (1929) écrit avec justesse à propos de *Trachycalyptus dubius* qu'elles ferment le tube à la manière d'un gland pénien, comme cela s'observe chez les autres Lomaphorini. Ventralement, l'écartement des bords latéraux de ces deux plaques terminales ménage une large échancrure dans laquelle s'insère une petite plaque apicale impaire précédée d'une autre plaque impaire, plus grande et de contour trapézoïdal : une telle disposition n'a pas été signalée chez *Lomaphorus* ni chez *Trachycalyptus*.

En vue latérale (Fig. 6A), en avant de la plaque terminale, existent cinq grandes plaques, la plus petite en position proximale, la plus grande en position distale et en contact avec la plaque terminale homolatérale : l'augmentation de taille de ces plaques se fait surtout en direction dorsoventrale, leur longueur restant approximativement la même; le contour des quatre plaques distales est grossièrement quadrangulaire, plus rectangulaire proximalement, plus carré distalement. La plaque latérale proximale est pentagonale, allongée antéropostérieurement, de bords ventral et dorsal parallèles, le bord postérieur leur étant perpendiculaire; le bord antéroventral et le bord antérodorsal forment un angle aigu; en vis-à-vis du bord antéroventral, sur la pièce MNHN BOL V 3297, se trouve une plaque de petite taille ce qui permet de penser qu'il n'existait pas plus de cinq grandes plaques latérales. Celles-ci, pas plus que les autres plaques du tube caudal, ne présentent de figures ou de tubercules périphériques, ce qui ne peut que rappeler ce que l'on peut observer chez *Trachycalyptus*.

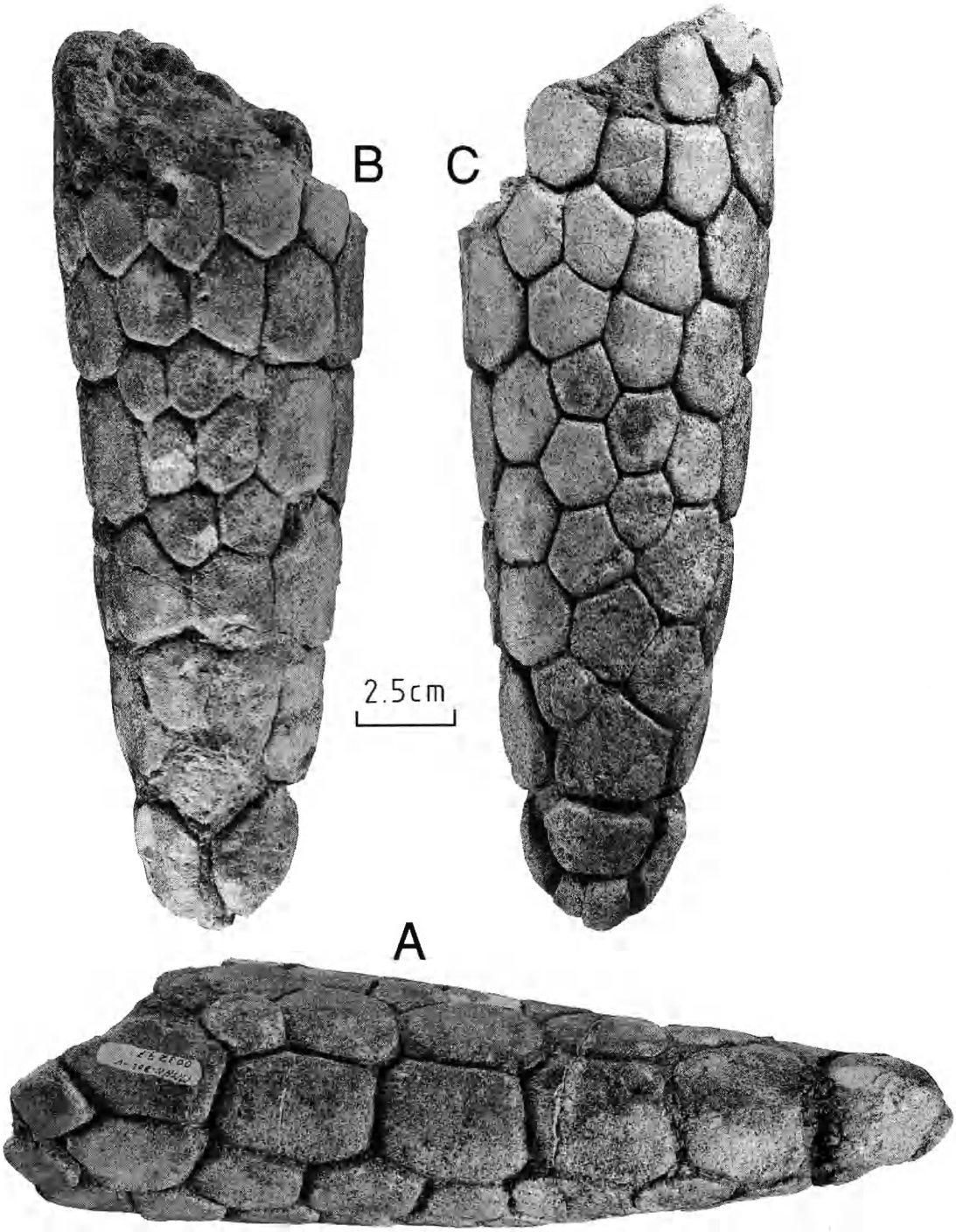


FIG. 6. — *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp., MNHN BOL V 3297, tube caudal. A, vue latérale ; B, vue dorsale ; C, vue ventrale.

Sur la face dorsale (Fig. 6B), au-dessus des trois plaques médianes de la rangée latérale, existent trois plaques assez grandes, quelque peu allongées antéropostérieurement. Entre ces dernières s'intercalent dorsalement deux rangées de plaques plus petites, de contour irrégulier et plus ou moins arrondi. Au niveau des plaques latérales proximales, la surface dorsale du tube caudal est constituée de cinq rangées de plaques relativement petites.

Entre les plaques latérales distales se trouvent dorsalement deux petites plaques en arrière desquelles s'intercale une autre petite plaque dans l'échancrure ménagée entre les bords antéro-dorsaux des deux plaques terminales.

Sur la face ventrale (Fig. 6C), la différence de taille entre les diverses plaques est moins marquée, sauf en ce qui concerne un élément pentagonal d'assez grande dimension entre les plaques latérales distales, en avant des deux petites plaques impaires intercalées entre les plaques terminales. Les autres plaques ventrales, un peu plus petites, sont de contour polygonal (hexa– ou pentagonal irrégulier) et ne sont pas disposées en rangées régulières.

Mesures (en mm)

Crâne (mesures prises sur MNHN ACH 83)

– hauteur du processus descendant de l'arc zygomatique mesurée depuis le bord inférieur de l'orbite : 78,2 ;

– longueur de l'arc zygomatique, du processus suborbitaire à la fosse glénoïde : *ca.* 56.

Dents inférieures (mesures prises sur MNHN BOL V 3297)

- m1 :
  - longueur : 6,6,
  - largeur : 3,6 ;
- m2 :
  - longueur : 9,7,
  - largeur : 4,6 ;
- m3 :
  - longueur : *ca.* 14,
  - largeur (sur lobe postérieur) : 6,9 ;
- m4 :
  - longueur : 14,4,
  - largeur (sur lobe postérieur) : 7,0 ;
- m5 :
  - longueur : 14,5,
  - largeur (sur lobe postérieur) : 9,0 ;
- m6 :
  - longueur : 14,3,
  - largeur (sur lobe postérieur) : 9,4 ;
- m7 :
  - longueur : 14,5,
  - largeur (sur lobe postérieur) : 8,7 ;
- m8 :
  - longueur : 14,2,
  - largeur (sur lobe intermédiaire) : 8,4.

Dentaire (mesures prises sur MNHN ACH 83 suivies, entre parenthèses, par celles prises sur MNHN BOL V 3297)

– longueur maximale : ? (*ca.* 172);
– hauteur sous m1 : ? (25,7);
– hauteur sous m2 : 43,5 (31,0);
– hauteur sous m3 : 52,8 (41,0);
– hauteur sous m4 : 54,6 (46,0);
– hauteur sous m5 : 59,9 (50,0);
– hauteur sous m6 : 61,2 (52,3);
– longueur de la symphyse : ? (*ca.* 63);
– longueur de la branche ascendante, du bord antérieur à l'extrémité postérieure du processus angulaire : 82,7 (78,8);
– hauteur de la branche ascendante, du bord inférieur de la mandibule à la surface articulaire du condyle : 196,5 (?).

Fémur

– longueur, du grand trochanter au condyle latéral : 228,3;
– longueur, de la tête au condyle médial : 205,5;
– diamètre antéropostérieur de la tête : 43,4;
– diamètre médiolatéral de la tête : 29,2;
– largeur de l'extrémité proximale, du bord médial de la tête au grand trochanter : 90,0;
– largeur de l'extrémité proximale, du petit trochanter au grand trochanter : 105,4;
– largeur de la diaphyse au-dessus du troisième trochanter : *ca.* 40;
– largeur de l'extrémité distale, au niveau des épicondyles : 83,0;
– largeur de l'extrémité distale, au niveau des condyles : 69,4;
– largeur du condyle médial : 33,9;
– largeur du condyle latéral (surface articulaire) : 25,0.

Tube caudal

– longueur totale : *ca.* 371;
– plaque terminale :
  – longueur : *ca.* 34,
  – hauteur : *ca.* 24;
– plaque latérale distale :
  – longueur : *ca.* 37,
  – hauteur : *ca.* 33;
– pénultième plaque latérale distale :
  – longueur : *ca.* 38,
  – hauteur : *ca.* 31;
– antépénultième plaque latérale distale :
  – longueur : *ca.* 37,
  – hauteur : *ca.* 28;
– pénultième plaque latérale proximale :
  – longueur : *ca.* 37,
  – hauteur : *ca.* 26;

– **plaque latérale proximale**
  – longueur : *ca.* 39,
  – hauteur : *ca.* 24.

DISCUSSION

Le glyptodontidé d'Achiri possède un tube caudal caractéristique de la sous-famille des sclérocalyptinés et, plus particulièrement, des Lomaphorini : les plaques polygonales qui le constituent sont totalement dépourvues de zone périphérique, à l'instar de ce que l'on observe chez *Trachycalyptus* (Mésopotamien ?- Chapadmalalien); la présence de deux plaques terminales fortement bombées et rapprochées rappelle la disposition rencontrée, outre chez ce genre, chez d'autres Lomaphorini tels *Urotherium* (Araucanien-Chapadmalalien) et *Lomaphorus* (Pléistocène); chez ces derniers, cependant, les plaques polygonales du revêtement du tube caudal sont pourvues d'une zone périphérique réduite, ainsi qu'il peut être observé chez le Sclérocalyptini *Eosclerophorus*; si l'absence de zone périphérique sur les plaques de revêtement du tube caudal devait s'avérer être un caractère dérivé, alors une proche parenté phylétique entre *Trachycalyptus* et *Trachycalyptoides* devrait être envisagée. Chez ? *Stromaphoropsis scavinoi*, d'Uruguay (KRAGLIEVICH 1932), les figures marginales des plaques du tube caudal sont très réduites et localisées principalement au niveau des angles où se rencontrent plusieurs plaques.

Chez le genre *Palaehoplophorus* (Friasien-Mésopotamien), les plaques de revêtement du tube caudal sont bombées et dépourvues de zone périphérique mais présentent de grosses perforations s'ouvrant entre elles. En outre, chez ce genre, les plaques terminales et latérales ne sont quasiment pas différenciées. Or, chez *Trachycalyptoides*, la morphologie des plaques terminales et latérales est semblable à celle de *Trachycalyptus*.

Chez la plupart des glyptodontidés et chez les plus anciennes formes connues (*Glyptatelus*), la morphologie de la surface externe des plaques de la carapace dorsale montre une figure centrale entourée de figures périphériques limitées par des sillons bien marqués. Chez les sclérocalyptinés, c'est ce schéma de base que l'on retrouve chez *Sclerocalyptus*, ainsi que chez nombre d'autres genres comme chez les propalaehoplophorinés *Propalaehoplophorus* et *Cochlops*. Cette disposition correspond à l'état primitif du caractère pour les Lomaphorini. En effet, chez ces derniers, les sillons limitant les figures périphériques ont tendance à s'effacer, tout comme chez les palaehoplophorinés. Chez les genres *Peirauoa*, *Lomaphorus* et *Lomaphorops*, la zone périphérique n'est pas divisée par des sillons mais ne porte que des ponctuations et des orifices disposés de manière radiaire. Chez des genres comme *Trachycalyptus* ou *Urotherium*, « la figure centrale ne se distingue guère que par une densité moindre des ponctuations » (HOFFSTETTER 1958). L'existence, chez *Trachycalyptoides achirense*, de sillons radiaires moins bien marqués que chez *Sclerocalyptus ornatus* et donc de figures périphériques moins bien délimitées que chez cet animal, incline à penser que le Lomaphorini d'Achiri représente, au moins à ce niveau, un intermédiaire morphologique entre l'état du caractère présenté par *Sclerocalyptus* (figures périphériques bien délimitées par des sillons radiaires bien marqués) et celui observé chez *Lomaphorus* (figure centrale seule délimitée). Une étape ultérieure dans l'évolution du caractère s'observe chez *Trachycalyptus* (absence de différenciation d'une quelconque figure). Quant à l'ornementation de la surface externe des plaques de sa carapace dorsale, *Trachycalyptoides achirense* pourrait passer pour l'un des Lomaphorini les moins dérivés.

Infra-ordre : TARDIGRADA Latham et Davies *in* Forster, 1795
Super-famille : MEGATHERIOIDEA Owen, 1843
Famille : MEGATHERIIDAE Owen, 1843
Sous-famille : NOTHROTHERIINAE Kraglievich, 1923

DIAGNOSE. — Taille petite à moyenne. Région nasale du crâne basse et allongée. M1 et m1 petites et caniniformes ; dents postérieures avec des sillons sur les faces latérales. Fémur aplati antéropostérieurement avec les facettes patellaire et condylaire séparées.

Dès le Santacruzien les trois grandes familles de tardigrades sont déjà différenciées : les mégalonychidés avec *Eucholeops* et *Megalonychotherium*, les mylodontidés avec *Nematherium* et *Analcitherium* et les mégathériidés avec *Planops* et *Prepotherium*. Les genres oligocènes *Orophodon* et *Octodontotherium* peuvent être considérés comme les premiers Mylodontoidea (ENGELMANN 1985 ; HIRSCHFELD 1985) malgré la thèse opposée de HOFFSTETTER (1956, 1958).

La sous-famille des nothrothériinés a souvent été placée dans la famille des mégalonychidés sur la base de caractères primitifs que l'on peut observer chez plusieurs genres dits « primitifs » (*e.g. Hapalops*, *Pelecyodon*) que l'on plaçait dans cette famille (STOCK 1917 ; SIMPSON 1945 ; PAULA COUTO 1971). FRAILEY (1980), décrivant les restes d'*Hapalops angustipalatus* de Quebrada Honda, signale que les ressemblances unissant les genres *Hapalops* et *Pelecyodon* aux mégalonychidés sont des plésiomorphies. Tout en indiquant que ces deux derniers genres doivent être préférentiellement apparentés aux nothrothériinés, il écrit que ce groupe de taxons doit être traité comme une famille collatérale ou comme *incertae sedis* au sein des tardigrades. Toutefois, la forme des dents, dont certaines sont de section quadrangulaire, permet de placer les nothrothériinés parmi les mégathériidés. Mais la monophylie de cette sous-famille reste douteuse et il est vraisemblable qu'elle ne représente qu'un groupe souche dont l'une des « lignées » a conduit aux mégathériinés (*vide* ENGELMANN 1985).

Genre **XYOPHORUS** Ameghino, 1887

DIAGNOSE. — m1 déplacée vers la symphyse mandibulaire et séparée des autres dents par un diastème de longueur inférieure au diamètre antéropostérieur de m2. Dents postérieures prismatiques. Fossette pour le ligament rond totalement isolée dans la surface articulaire de la tête du fémur (caractéristique des nothrothériinés *sensu stricto* ; *vide* HOFFSTETTER 1958).

ESPÈCE-TYPE DU GENRE. — *Xyophorus rostratus* Ameghino, 1887.

ESPÈCES INCLUSES DANS LE GENRE. — *Xyophorus simus* Ameghino, 1887 ; *Xyophorus sulcatus* Ameghino, 1891 ; *Xyophorus atlanticus* Ameghino, 1891 ; *Xyophorus andinus* Ameghino, 1891 ; *Xyophorus observationis* (Ameghino, 1891) Ameghino, 1907 ; *Xyophorus crassissimus* Ameghino, 1894 ; *Xyophorus bondesioi* Scillato Yané, 1979.

Xyophorus villarroeli nov. sp.

DIAGNOSE. — *Xyophorus* de taille beaucoup plus grande que *X. rostratus*, supérieure à celle de *X. bondesioi*, *X. simus*, *X. sulcatus* et *X. observationis*, comparable à celle de *X. atlanticus* et *X. andinus*, et inférieure à celle de *X. crassissimus* ; m1 de section elliptique (arrondie chez *X. simus*) plus petite que chez *X. andinus* et *X. crassissimus* mais plus grande que chez *X. bondesioi* et *X. atlanticus* ; présence d'un sillon longitudinal labial sur m4 comme chez *X. bondesioi* mais à la différence des autres espèces.

Derivatio nominis. — En l'honneur du paléontologue bolivien Carlos Villarroel qui a découvert le matériel holotype.

Holotype. — MNHN ACH 43 : partie supérieure de la branche horizontale d'une hémimandibule droite avec m1, m2, m3 et m4 récoltée en 1970 par Villarroel près de la route de Berenguela entre Achiri et Wi-ch'ukollu.

Autre matériel. — MNHN ACH 15 : astragale droit auquel manque l'extrémité postérieure ; cette pièce provient des environs d'Achiri.

Formation et âge. — Ces pièces proviennent du membre 6 de la Formation Mauri. Nous ne connaissons pas leur position stratigraphique par rapport au tuf Ulloma daté par Marshall *et al.* (1992) à 10,35 Ma ; il est néanmoins possible de penser que ces fossiles sont d'âge huayquérien comme le reste de la paléofaune de la région d'Achiri.

Description

Dents inférieures (Fig. 7A-B)

La m1 est de section elliptique, de grand axe dirigé antérolingualement postérolabialement, bien que la composante labiolinguale soit assez réduite. Le bord antérieur est plus étroit que le bord postérieur. Le fût en est recourbé de telle manière que la racine (ouverte) de la dent vient toucher le bord antérieur de celle de m2, à 18 mm sous la partie postérieure du diastème séparant m1 de m2. La surface occlusale est usée en une cupule de forme elliptique dont les bords labial et lingual ne sont que peu relevés au-dessus de celle-ci, contrairement aux bords antérieur et postérieur.

La m2 est de section grossièrement trapézoïdale, de grande base postérieure et de petite base antérieure ; les faces labiale et linguale sont chacune marquées d'un sillon, le lingual plus profond que le labial. L'ensemble de la surface occlusale est légèrement incliné en direction labiale. Par rapport à l'axe longitudinal de la branche horizontale, les crêtes transversales sont orientées antérolingualement postérolabialement, la crête antérieure étant plus courte que la crête postérieure. La dépression médiane est large et de profil arrondi. Son bord labial n'est qu'à peine plus relevé que son centre et son bord lingual, et ressemble plus à un sillon qu'à une cupule. Le bord antérieur de la crête antérieure est usé en biseau, de même que le bord postérieur de la crête postérieure.

La m3 serait de section approximativement rectangulaire n'était la présence, sur les bords labial et lingual, de deux sillons longitudinaux, le lingual étant le mieux marqué, comme sur m2. Les crêtes transversales antérieure et postérieure ont donc des longueurs tout à fait comparables. L'axe transversal de la dent est orthogonal à celui longitudinal de la série dentaire. La surface occlusale, un peu inclinée en direction labiale, est creusée en son centre d'une large dépression limitée antérieurement et postérieurement par les deux crêtes transversales et dont les bords labial et lingual, au niveau des sillons latéraux, ne sont qu'à peine relevés au-dessus du centre. Comme sur m2, le bord antérieur de la crête antérieure et le bord postérieur de la crête postérieure sont usés en biseau.

La m4 possède une section arrondie, qui serait presque elliptique s'il n'existait un sillon sur le côté labial ; ce sillon est cependant moins marqué que les sillons latéraux des deux dents précédentes. Le grand axe de m4 est orienté antérolabialement postérolingualement. Le centre de la surface occlusale est creusé d'une large dépression en cupule dominée par une crête qui en fait quasiment le tour ; le bord labial, au niveau du sillon longitudinal déjà signalé, n'est

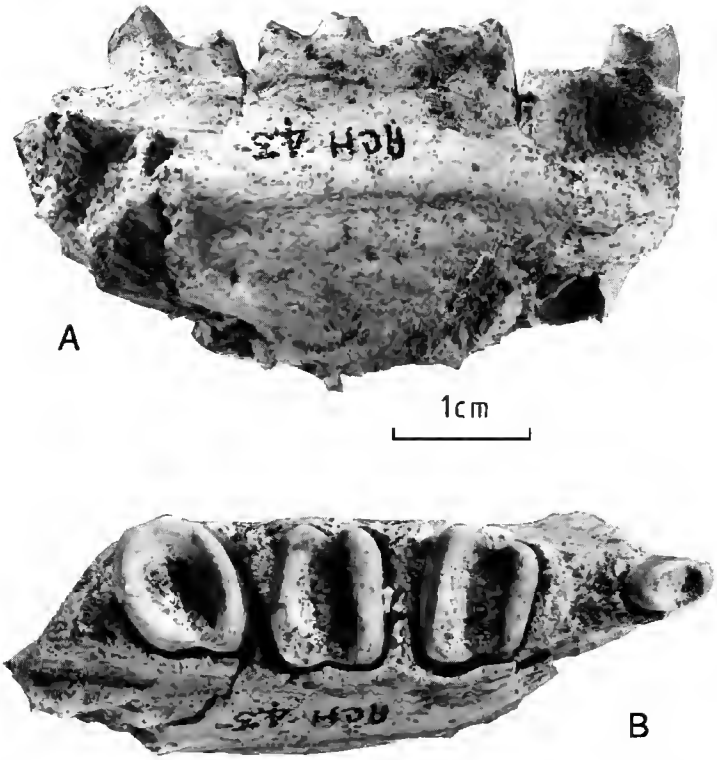


FIG. 7. — *Xyophorus villarroeli* nov. sp. – MNHN ACH 43 – fragment d'hémimandibule droite. A, vue latérale ; B, vue occlusale.

qu'à peine plus relevé que le centre de cette dépression ; le bord antérieur s'élève du bord labial vers le bord lingual où se trouve le point le plus haut de la muraille d'ostéodentine qui redescend ensuite légèrement au niveau du centre du bord postérieur dont l'extrémité labiale atteint la même hauteur que celle du bord lingual. Le biseau antérieur est très peu marqué alors que le biseau postérieur est comparable à celui des crêtes postérieures des dents précédentes.

Dentaire (Fig. 7A-B)

La paroi labiale est bombée sous les trois dents postérieures, et ce, d'autant plus que la dent est située plus en arrière. Entre m1 et m2, sous le diastème, la mandibule se rétrécit notablement ; à ce niveau, la face labiale présente une nette dépression. En arrière de m4, le bord lingual dévie en direction labiale : à 10 mm de cette dent, la paroi linguale est sur le même plan que la paroi labiale des alvéoles de m2, m3 et m4.

Astragale (Fig. 8A-D)

La tête articulaire présente une facette pour le naviculaire de contour quasi circulaire, comme chez *Hapalops* ou *Pronothrotherium*, et creusée en une cupule dont l'axe est dirigé antéromé-

dialement et très peu vers le haut, alors que chez *Hapalops*, cet axe est dirigé nettement plus vers le haut. Sur la face ventrale de la tête, la surface pour le cuboïde est convexe médiolatéralement, de courbure nulle antéropostérieurement et plus développée dans cette dernière direction du côté latéral que du côté médial.

La facette fibulaire ressemble à celle d'*Hapalops*. En vue latérale (Fig. 8A), elle est unciforme; son bord antéroventral est rectiligne. Son bord supérieur, convexe, suit la courbure antéropostérieure de la poulie externe de la surface tibiale et son bord inférieur, entamé en son milieu par une fossette ligamentaire, devait rejoindre le bord supérieur vers l'arrière comme chez *Hapalops* (bien que l'extrémité postérieure de l'astragale MNHN ACH 15 manque). La face médiale (Fig. 8B), de cet os ressemble à celle observée chez *Hapalops*.

La surface articulaire tibiale (Fig. 8C), est composée d'une poulie externe et d'une poulie interne. La poulie externe est antéropostérieure; son bord latéral est rectiligne en vue dorsale et forme un angle quasi droit avec la surface articulaire pour la fibula. La poulie interne est à peine plus convexe antéropostérieurement que la poulie externe mais son bord médial montre, au niveau de la base du col de la tête, une légère expansion dont les rayons de courbure ne sont guère différents de ceux des autres régions de la surface articulaire tibiale. Cet os ne présente donc pas de condyle interne odontoïde comme on en distingue chez les mégathériinés et les mylodontidés, ainsi que chez des «pronothrothériinés» comme *Pronothrotherium* (KRAGLIEVICH 1928); il n'est pas ébauché chez *Hapalops*.

L'un des caractères les plus marquants de la pièce étudiée est la brièveté du col de la tête articulaire. La poulie interne de la surface articulaire pour le tibia atteint, à son extrémité antérieure, le bord latéral de la cupule pour le naviculaire, et le bord antérieur de la poulie externe atteint presque le même niveau. Cela signifie qu'entre la surface articulaire pour le tibia et le

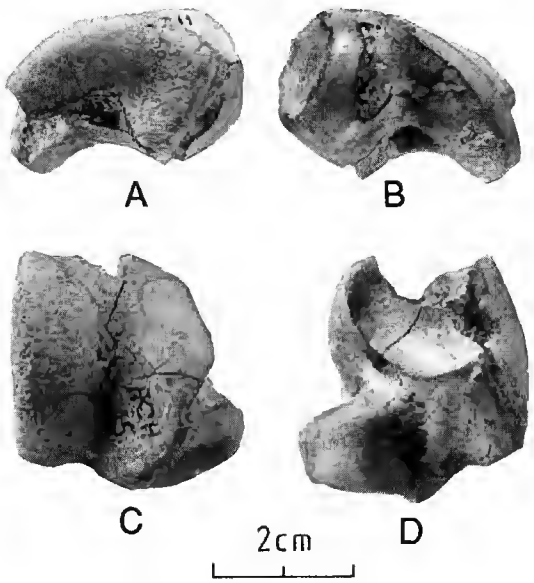


FIG. 8. — *Xyophorus villarroeli* nov. sp. – MNHN ACH 15 – astragale droit. A, vue latérale; B, vue médiale; C, vue tibiale; D, vue plantaire.

bord supérieur de la cupule pour le naviculaire n'existe pas de zone non articulaire comme on en observe chez *Hapalops* et *Pronothrotherium*. Chez ces genres, il est vraisemblable que devait s'y loger une protubérance antérieure de l'extrémité distale du tibia lors des mouvements de flexion du pied (KRAGLIEVICH 1928).

La face plantaire (Fig. 8D) ressemble à celle d'*Hapalops* : la facette ectale, incomplète puisque manque sa partie postérieure, montre un contour elliptique très allongé transversalement (suivant une direction antérolatérale postéromédiale). Elle est séparée de la facette sustentaculaire par un profond sillon. Antérolatéralement, la facette ectale est limitée par la fossette ligamentaire dont le contour dessine, en vue latérale, l'indentation signalée sur le bord ventral de la facette fibulaire. La facette sustentaculaire est située sur la face postérieure de la tête et ses bords inférieur et médial s'identifient avec le bord postérieur de la facette pour le cuboïde.

Mesures (en mm)

Dents inférieures

- longueur de la série dentaire m1-m4 : 43,9 ;
- longueur de la série dentaire m2-m4 : 32,0 ;
- m1 :
  - diamètre antéropostérieur : 6,6 ;
  - diamètre labiolingual : 3,8 ;
- longueur du diastème m1-m2 : 5,3 ;
- m2 :
  - diamètre antéropostérieur : 8,7 ;
  - diamètre labiolingual : 10,3 ;
- m3 :
  - diamètre antéropostérieur : 8,2 ;
  - diamètre labiolingual : 10,3 ;
- m4 :
  - diamètre antéropostérieur : 9,5 ;
  - diamètre labiolingual : 9,0.

Dentaire

- épaisseur au niveau de m3 : 16,4.

Astragale

- diamètre transversal maximal de la facette articulaire pour le tibia : 28,2 ;
- hauteur maximale de la facette pour la fibula : 16,8 ;
- diamètre transversal maximal de la tête articulaire : 18,8 ;
- extension antéropostérieure maximale de la facette pour le cuboïde : 13,1 ;
- longueur de la facette ectale : 22,8 ;
- largeur de la facette ectale en son milieu : 11,6.

DISCUSSION

Le fragment de mandibule MNHN ACH 43 appartient à un nothrothériiné qui possédait encore une m1 ; mais la taille réduite de cette dent par rapport aux suivantes et le diastème qui l'en sépare le rapprochent d'une lignée de nothrothériinés *sensu stricto* (*sensu* HOFFSTETTER

1958). Ces derniers sont caractérisés par l'isolement de la fossette du ligament rond dans la surface articulaire de la tête du fémur : l'une de leurs lignées présente en outre une réduction de la première molariforme qui peut aboutir à sa disparition dans les formes les plus dérivées.

Les représentants les plus généralisés de cette lignée, *Xyophorus* (Santacruzien et Chasicoïen) et *Pronothrotherium* (Huayquérien et Montehermoséen) conservent encore les M1 et m1. Mais elles sont de taille réduite et la tendance à leur atrophie est patente entre le premier de ces genres et le dernier (KRAGLIEVICH 1925a, 1925b). Il est à noter ici que le genre huayquérien *Senetia* Kraglievich est désormais considéré comme synonyme de *Pronothrotherium* Ameghino (PEREA 1989).

Chez le genre pléistocène *Nothrotherium*, les M1 et m1 ont disparu; elles persistent, minuscules et séparées des autres par un long diastème, chez les jeunes individus du genre pléistocène *Nothropus* mais disparaissent peut-être chez l'adulte (AMEGHINO 1907).

L'allongement du diastème séparant les M2/m2 des M1/m1 accompagne la réduction de la première molariforme; en ce qui concerne ce dernier caractère, KRAGLIEVICH (1925a) écrit dans sa description de *Senetia mirabilis* (= *Pronothrotherium mirabile*) que « le diastème entre les premier et deuxième alvéoles est approximativement égal au diamètre antéropostérieur du deuxième alvéole, plus ou moins comme chez *Xyophorus sulcatus* et chez certaines espèces d'*Hapalops*. Chez *Pronothrotherium* et *Nothropus* le diastème est proportionnellement plus grand ». Mais les mesures données par cet auteur dans le même article montrent, plus précisément, que la longueur du diastème est légèrement plus petite que celle du second alvéole chez *Xyophorus*, égale ou supérieure à celle-ci chez *Pronothrotherium*, supérieure chez *Nothropus* et *Nothrotherium* : or, chez le nothrothériiné d'Achiri, la longueur du diastème (5,3 mm) est inférieure à celle du second alvéole (8,7 mm), comme chez *Xyophorus sulcatus*.

À l'instar de *Chasicobradys intermedius* SCILLATO-YANÉ *et al.*, de la Formation Arroyo Chasicó, la m3 de MNHN ACH 43 présente deux sillons longitudinaux, l'un labial, l'autre lingual, ce qui, selon SCILLATO-YANÉ *et al.*, (1988), caractérise les nothrothériinés du Miocène supérieur et du Pliocène et les différencie des nothrothériinés de l'Oligocène et du Miocène moyen. En revanche, si *Chasicobradys* présente une m4 de section elliptique, le nothrothériiné d'Achiri montre sur cette même dent un sillon longitudinal labial ainsi qu'il en existe chez *Xyophorus* et les nothrothériinés du Miocène supérieur-Pliocène. Si l'on considère que la présence de sillons sur les faces labiale et linguale de m3 (et de la dent inférieure précédente) chez les nothrothériinés du Miocène supérieur et du Pliocène est un état dérivé par rapport à l'état observé chez *Hapalops* et les nothrothériinés de l'Oligocène au Miocène moyen, et si l'on considère que l'apparition d'un sillon labial sur une m4 elliptico-rectangulaire est un caractère dérivé par rapport à la condition observée chez *Hapalops* et *Chasicobradys*, alors il faut conclure que le nothrothériiné d'Achiri est un plus proche parent de *Xyophorus* et des nothrothériinés du Miocène supérieur-Pliocène.

Mais la séquence *Xyophorus-Pronothrotherium* ne montre pas de hiatus morphologique bien marqué entre ses taxons constitutifs (KRAGLIEVICH 1925a, 1925b).

La localisation dans le Huayquérien du nothrothériiné d'Achiri permet un rapprochement chronostratigraphique de ce dernier avec *Pronothrotherium mirabile*, du Mésopotamien (Huayquérien ?) d'Argentine et avec *Xyophorus bondesioi* du Chasicoïen du même pays (SCILLATO-YANÉ 1979). Cependant, comme diverses espèces de *Xyophorus* (mais pas chez *X. crassissimus*),

MNHN ACH 43 montre entre M1 et M2 un diastème de longueur légèrement inférieure (6,3 mm) au diamètre antéropostérieur du second alvéole (*ca.* 10 mm), caractère primitif pour la lignée *Xyophorus-Pronothrotherium-Nothropus*. Ceci exclut que le nothrothériiné d'Achiri appartienne à l'un de ces deux derniers genres. En outre, l'existence même de ce diastème, associée à la réduction de m1, confirme la proche parenté de cet animal avec ces taxons, et en particulier avec *Xyophorus* : pour cette raison, de même que pour des raisons de morphologie dentaire exposées plus haut, nous attribuons la mandibule du nothrothériiné d'Achiri au genre *Xyophorus*, tout en considérant que la découverte de la tête du fémur de cet animal serait d'une grande utilité pour décider de son appartenance ou non à ladite lignée ou s'il pourrait être rapproché de certains membres du genre *Hapalops*.

Différents faits nous amènent à considérer le *Xyophorus* d'Achiri comme appartenant à une nouvelle espèce, *X. villarroeli* nov. sp.

Le rapport (diamètre antéropostérieur de m1/diamètre antéropostérieur de m2) qui quantifie le degré d'atrophie de m1, amène à situer différemment le nothrothériiné d'Achiri par rapport à *Xyophorus sulcatus* : ce rapport est de 0,83 pour ce dernier, de 0.71 pour *X. bondesioi*, de 0,66 pour *Pronothrotherium mirabile*, de 0,61 pour *Pronothrotherium typicum* et de 0,42 pour *Nothropus priscus*; la valeur 0,76 pour l'animal d'Achiri place celui-ci entre *Pronothrotherium* et *Xyophorus*, et plus près de ce dernier que de celui-là.

La taille de *Xyophorus villarroeli* est supérieure à celle de *X. rostratus*, *X. bondesioi*, *X. simus*, *X. sulcatus* et *X. observationis*, comparable à celle de *X. atlanticus* et *X. andinus*, et inférieure à celle de *X. crassissimus*. La longueur de la série dentaire inférieure (43,9 mm) est supérieure à celle mesurée chez *X. sulcatus* (32 mm), *X. atlanticus* (38 mm) et *X. bondesioi* (38 mm). Elle se rapproche de celle de *X. andinus* (40 mm) et est inférieure à celle observée chez *X. crassissimus* (48 mm).

Il est également possible de remarquer que, dans la lignée *Xyophorus-Pronothrotherium-Nothropus*, le degré de compression labiolingual de m1 décroît avec l'âge géologique des taxons (il est à noter, parmi les exceptions à cette règle, que *X. simus* possède une m1 de section circulaire) : le rapport (diamètre antéropostérieur/diamètre labiolingual) est de 1,6 chez *X. sulcatus*, 1,3 chez *X. bondesioi*, *X. crassissimus* et *Senetia mirabilis*, 1,2 chez *Pronothrotherium typicum* et 1,1 chez un jeune individu de *Nothropus priscus* (KRAGLIEVICH 1925a). Or, ce rapport est de 1,7 chez le *Xyophorus* d'Achiri, c'est-à-dire supérieur à ceux calculés chez *Xyophorus sulcatus*, *X. crassissimus* et *X. bondesioi*, lesquels montreraient donc un stade d'évolution plus avancé.

Enfin, la m4 de *Xyophorus villarroeli* présente un sillon longitudinal labial, comme chez *X. bondesioi* mais à la différence de ce qui peut être observé chez toutes les autres espèces du genre *Xyophorus*. Morphologiquement, c'est donc à cette dernière espèce que ressemble le plus *X. villarroeli*. Bien que les limites de la variabilité intraspécifique des différentes espèces de *Xyophorus* ne soient pas connues, nous considérons cependant que la forme de la m1 (beaucoup plus allongée antéropostérieurement chez *X. villarroeli* que chez *X. bondesioi*) et la différence de taille (la série dentaire de *X. bondesioi* est près de 13,5 % plus petite que celle de *X. villarroeli*) permettent de différencier les deux espèces.

L'astragale MNHN ACH 15 ne présentant pas de facette articulaire convexe pour le cuboïde, il ne saurait être question de l'assigner à un scélidothériiné ; en outre, et surtout, la poulie médiale

de l'articulation tibiale n'offre pas l'aspect odontoïde qu'elle présente chez les Mylodontoidea (sauf chez *Orophodon*), les mégathériinés et des nothrothériinés comme *Nothrotherium*. Comme le mentionne KRAGLIEVICH (1928), *Pronothrotherium parvulum* possède un astragale avec une poulie interne semi-cylindrique qui forme une apophyse odontoïde marquée et se détachant de la poulie externe par un angle presque droit. Sur ce point, l'astragale MNHN ACH 15 est plus primitif et rappelle davantage l'astragale de *Hapalops* et de *Megalonyx* que celui de *Nothrotherium* (STOCK 1925). De même, l'astragale de ? *Senetia mirabilis* (= *Pronothrotherium mirabile*) décrit par KRAGLIEVICH (1928) possède une apophyse odontoïde, ce que nous considérons comme caractère dérivé par rapport à la conformation présentée par l'astragale d'Achiri et celui de *Hapalops*. La différence marquée entre l'astragale d'Achiri et celui de ce dernier genre réside principalement dans l'accolement de la surface articulaire médiale pour le tibia avec celle pour le naviculaire, l'absence de toute zone non articulaire à ce niveau et un col de la tête articulaire indiscernable en vue supérieure. Bien que les astragales de *Xyophorus simus* et de *X. observationis* présentent, comme chez *Hapalops*, une surface non articulaire entre la tête articulaire et la trochlée, et en dépit de la spécialisation que semblent représenter ces trois derniers caractères (liés entre eux), nous rapportons avec quelque réserve ce fossile au genre *Xyophorus* et à l'espèce *X. villarroeli* nov. sp., dont nous avons décrit ci-dessus un fragment de mandibule en provenance également de Mauri 6.

CONCLUSION

Le glyptodontidé *Trachycalyptoides achirense* nov. gen., nov. sp. est un des Lomaphorini les plus dérivés quant à la morphologie de son tube caudal : en effet, seul *Trachycalyptus*, du Mésopotamien-Chapadmalalien d'Argentine présente également des plaques caudales dépourvues de zone périphérique. Néanmoins, la morphologie des plaques de la carapace dorsale est conservatrice mais paraît déjà engagée sur la voie menant à la disparition des sillons radiaires observée chez *Lomaphorus* (Pléistocène) : elle est, en tout état de cause, bien différente de la morphologie des plaques de *Trachycalyptus*, lequel présente pour ce caractère un état très dérivé. Il est difficile d'apprécier lequel de ces deux caractères permet d'appréhender le mieux la phylogénie de *Trachycalyptoides achirense*. Ce taxon semble caractéristique du Huayquérien de l'Altiplano. Cependant, le détail des faunes colloncurienne et chasicoïenne est trop mal connu pour que soit écartée l'hypothèse d'une évolution sur place de ce taxon. Et les considérations suivantes relatives à *Xyophorus villarroeli*, et au reste de la faune d'Achiri, incitent plutôt à considérer la possibilité d'une telle hypothèse.

La présence d'un représentant du genre *Xyophorus* dans les sédiments du membre 6 de la Formation Mauri, c'est-à-dire dans le Huayquérien de l'Altiplano bolivien, est un élément supplémentaire à ajouter à l'aspect chasicoïen de la faune d'Achiri. *Xyophorus* est connu dans le Santacruzien de la Patagonie méridionale et dans le Colloncurien du Río Negro (Formation Collón Cura). Une espèce, *X. bondesioi*, est également connue dans la Formation Arroyo Chasicó, d'âge chasicoïen : il s'agissait jusqu'à maintenant de l'espèce la plus récente du genre. Le genre subsiste donc dans le Huayquérien de Bolivie avec *X. villarroeli*.

Ce fait peut être corrélé avec la présence dans le Chasicoïen et le Huayquérien de l'Altiplano d'espèces du genre *Plesiotypotherium* et avec la présence dans le Huayquérien d'Achiri d'un toxodontidé connu dans le Chasicoïen de la Formation Nabón en Équateur (MADDEN 1990). Un autre toxodontidé, *Hoffstetterius imperator*, bien que connu uniquement dans le Huayquérien de l'Altiplano (SAINT-ANDRÉ 1993), est proche de deux taxons du Chasicoïen d'Argentine, *Ocnerotherium intermedium* et *Paratrigodon euguii*. L'ensemble de ces données suggère que les Andes centrales ont joué durant le Huayquérien le rôle de «conservatoire» pour des taxons chasicoïens face aux plaines argentines soumises alors à un stress environnemental lié à la surrection plus rapide des Andes méridionales. A côté de ces taxons de cachet chasicoïen, d'autres ne sont pas connus en Argentine avant le Huayquérien : c'est le cas du marsupial borhyaenidé *Borhyaenidium*, caractéristique de cet âge, et du dasypodidé *Chorobates*, trouvé dans le Huayquérien, le Montehermoséen et le Chapadmalalien. Finalement, la coexistence sur l'Altiplano de taxons «chasicoïens-non huayquériens» d'Argentine et «huayquériens-non chasicoïens» montre, outre l'existence de liens fauniques entre le cône sud du continent sud-américain et les Andes centrales au Chasicoïen puis au Huayquérien, un aspect caractéristique de la faune altiplanique, aspect renforcé par la présence de formes qui paraissent inféodées à la zone des Andes centrales et à elle seule.

Remerciements

Nous tenons à remercier particulièrement Christian de MUIZON, Directeur de l'Institut Français d'Études Andines, Federico ANAYA, du Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, et le Pr Robert HOFFSTETTER. Nous remercions également Françoise PILARD et Lionel MERLETTE pour ce qui ressort de l'illustration de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

AMEGHINO F., 1907. — Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga en el Estado de Sao Paulo (Brazil). *Revista do Museo Paulista*, **7** : 59-124.

BERRY E. W., 1922. — Late Tertiary Plants from Jancocata, Bolivia. *The John Hopkins University Studies in Geology Bulletin*, **4** : 205-220.

CASTELLANOS A., 1929. — Nuevas especies del género *Trachycalyptus*. *Anales del Museo Nacional de Historia Naturale*, **36** : 1-41.

DEPACHTERE P., LAVENU A., VATIN-PERIGNON N. & BONHOMME M. G., 1984. — Géochronologie K/Ar de quelques formations volcaniques cénozoïques de Bolivie. Résumés de la 10ème R.A.S.T. Bordeaux, p. 424.

ENGELMANN G. F., 1985. — The phylogeny of the Xenarthra : 51-64. *in* Montgomery G. G. (ed). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington.

EVERNDEN J. F., KRIZ S. J. & CHERRONI C., 1966. — Correlaciones de las formaciones terciarias de la cuenca altiplánica a base de edades absolutas determinadas por el método Potasio-Argón. *Hoja informativa*, Servicio de Geologia de Bolivia. La Paz. N° 1.

— 1977. — Potassium-Argon ages of some Bolivian rocks. *Economic Geology*, **72** : 1042-1061.

FRAILEY C. D., 1980. — Studies on the Cenozoic Vertebrata of Bolivia and Peru. Thèse Ph.D. University of Kansas, 257 p.

HIRSCHFELD S. E., 1985. — Ground Sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America. University of California, Berkeley *Geological Sciences*, **128** : 1-91.

HOFFSTETTER R., 1956. — Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Annales de Paléontologie*, Paris **42** : 27-64.

— 1958. — Xenarthra : 535-636, *in* J. Piveteau (ed), *Traité de Paléontologie* **6** (2). Masson, Paris.

HOFFSTETTER R., 1982. — Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropicale : 385-443. *In* Gallitelli E. (ed), *Paleontology. Essential of Historical Geology. Montanaro*. Modène.

KRAGLIEVICH L., 1925a. — Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la subfamilia Nothrotherinae : *Senetia mirabilis*. *Anales del Museo Nacional de Historia Naturale* **33** : 177-193.

— 1925b. — *Paramegatherium nazarrei*, nuevo megateridio gigantesco descubierto en el Territorio del Neuquen. *Anales del Museo Nacional de Historia Naturale* **33** : 237-254.

— 1928. — Descripción de dos astrágalos de dos Gravígrados terciarios de la subfamilia « Nothrotheriinae » *Anales de la Sociedad de Ciencias Argentina* **106** : 332-342.

— 1932. — Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Annale del Museo de Historia Natural de Montevideo*. Montevideo 3, seria. 2 : 257-321.

LAVENU A., 1986. — Etude néotectonique de l'Altiplano et de la cordillère orientale des Andes boliviennes. Thèse d'Etat. Université Paris-Sud, Orsay. 434 p.

LAVENU A., BONHOMME M. G., VATIN-PERIGNON N. & DEPACHTERE P., 1989. — Neogene magmatism in the Bolivian Andes between 16°S and 18°S : stratigraphy and K/Ar geochronology. *Journal of South American Earth Sciences*, **2** (1) : 35-47.

MADDEN R. H., 1990. — Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile. Thèse Ph.D, Duke University, 407 p.

MARSHALL L. G., HOFFSTETTER R. & PASCUAL R., 1983. — Mammals and stratigraphy : geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mémoire Extraordinaire : 1-93.

MARSHALL L. G. & SEMPERE T., 1991. — The Eocene to Pleistocene Vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context : a review. *In* R. Suarez (ed) *Fósiles y facies de Bolivia*, vol. 1 : *Vertebrados. Revista técnica de YPFB* **12** (3-4) : 631-652.

MARSHALL L. G., SWISHER C. C., LAVENU A., HOFFSTETTER R. & CURTIS G. H., 1992. — Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the Northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences* **5** (1) : 1-19.

MARTINEZ Cl., 1980. — Structure et évolution de la chaîne hercynienne et de la chaîne andine dans le Nord de la Cordillère des Andes de Bolivie. Travaux ORSTOM Paris **19** : 1-352.

MONTES DE OCA I., SIRVAS F., TORRES E., MURILLO H., NUNEZ R. & GASPARI J., 1963. — Carte géologique de Charaña (1/100 000), Feuille n° 5741. Departamento Nacional de Geología, La Paz.

PAULA COUTO C. de, 1971. — On two small Pleistocene ground-sloths. *Academia Brasileira de Ciencias, Anais*. Rio de Janeiro 43, suplemento : 499-513.

SAINT-ANDRE P.-A., 1993. — *Hoffstetterius imperator* n. g., n. sp. du Miocène supérieur de l'Altiplano bolivien et le statut des Dinotoxodontinés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Paris. T. 316, série II, p. 539-545.

SCILLATO-YANE G. J., 1979. — Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Plioceno temprano) del Sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráfica, filogenética y paleobiogeográfica. *Acte del VII Congreso Geológico de Argentina (Neuquén, 1978)* **2** : 449-457. Buenos Aires.

SCILLATO-YANE G., CARLINI A. & VIZCAINO S., 1987. — Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Mioceno tardío) del Sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* **24** (3-4) : 211-215.

SCOTT W. B., 1903. — Mammalia of the Santa Cruz Beds, Part I : Edentata : 1 ; 2 ; 3 Glyptodontia and Gravigrada. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, Princeton **5** : 107-227.

SIMPSON G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **85** : 1-350.

SIRVAS F. & TORRES E., 1966. — Consideraciones geológicas de la zona noroeste de la Provincia Pacajes del Departamento de La Paz. *Boletín del Instituto Boliviano del Petróleo* **6** (1) : 54-64.

STOCK C., 1917. — Recent studies on the skull and dentition of *Nothrotherium* from Rancho La Brea. *University of California Publication Geology* **10** : 137-164.

— 1925. — Cenozoic gravigrade edentates of western North America with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution, Washington, 206 p.

VILLARROEL C., 1974. — Les Mésothériinés (Notoungulata, Mammalia) du Pliocène de Bolivie. Leurs rapports avec ceux d'Argentine. *Annales de Paléontologie* **60** (2) : 245-286.

VILLARROEL C. & MARSHALL L. G., 1983. — Two new late Tertiary marsupials (Hathliacyninae and Sparassocyninae) from the Bolivian Altiplano. *Journal of Paleontology* **57** (5) : 1061-1066.

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 107-132

Suidae du Miocène supérieur de Grèce

par Louis de BONIS et Geneviève BOUVRAIN

Résumé. — Les restes de Suidae récoltés lors des dernières campagnes de fouilles dans le Miocène supérieur de Macédoine (Grèce) ont été placés dans deux genres distincts. *Microstonyx (Microstonyx)*, forme de grande taille, est le plus abondant ; il est connu en Grèce depuis le début jusqu'à la fin du Turolien (MN 11 à MN 13). Durant ce laps de temps certains changements métriques et morphologiques permettent de distinguer dans notre matériel deux ensembles différents ; l'un a été placé près de la sous-espèce *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* dont l'holotype provient de Pikermi et l'autre près de la sous-espèce *Microstonyx (Microstonyx) major major* définie dans le gisement de Cucuron (Luberon). *Propotamochoerus* n'a été trouvé que dans un site du Turolien inférieur de Macédoine. Il s'agit d'une forme proche de *Propotamochoerus hysudricus*, qui existe aussi dans l'île de Samos. Les comparaisons avec les autres espèces attribuées au genre *Propotamochoerus* montrent que ce dernier manifeste une certaine hétérogénéité.

Mots-clés. — Mammalia, Artiodactyla, Suidae, Miocène supérieur, Grèce

Abstract. — The remains of suids unearthed during recent field compaigns in the late Miocene localities of Macedonia belong to two different genera. *Microstonyx*, a large form, is more frequent and is known in Greece from the beginning to the end of the Turolian land mammal age (MN 11 to MN 13). Some metric and morphological changes through time allow us to distinguish two sets of specimens in our material. The oldest and smallest specimens could be near the sub-species *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* whose type locality is Pikermi (Greece). The youngest and largest specimens are near the sub-species *Microstonyx (Microstonyx) major major* whose type locality is Cucuron (Lubéron, France). The other genus, *Propotamochoerus*, has been found only in one early Turolian locality represented by a species near from *Propotamochoerus hysudricus* which is also present in the island of Samos. Some comparisons show some heterogeneity into this genus.

Key-words. — Mammalia, Artiodactyla, Suidae, Late Miocene, Greece.

L. de BONIS, *Université de Poitiers, Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, 86022 Poitiers Cedex, France.*

G. BOUVRAIN, *Université P. et M. Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés – URA-CNRS 1761, 75252 Paris Cedex 05, France.*

INTRODUCTION

Découverts au cours d'opérations militaires pendant la Première Guerre mondiale (ANDREWS 1918, ARAMBOURG & PIVETEAU 1929), les gisements de vertébrés du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce du Nord) firent l'objet de fouilles systématiques à partir des années soixante-dix (BONIS *et al.* 1973 ; BONIS *et al.* 1988). Les diverses faunes recueillies ont été datées du Miocène supérieur, Vallésien et Turolien (BONIS *et al.* 1988). Parmi les restes de mammifères, les Suidae n'avaient pas encore fait l'objet d'études détaillées, le but de cet article étant de combler cette lacune. Le matériel recueilli provient de sites attribués au Turolien, inférieur ou supérieur, et se répartit en deux genres *Microstonyx* Pilgrim, 1926 et *Propotamochoerus* Pilgrim, 1925.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Genre **MICROSTONYX** Pilgrim, 1926

Espèce-type. — *Sus major* Gervais, 1848-52

Autres espèces. — *Sus erymanthius* Roth et Wagner, 1854. *Sus antiquus* Kaup, 1833

Historique. — Le genre *Microstonyx* a été créé à l'origine pour regrouper les deux espèces *major* et *erymanthius* chez lesquelles les mâles possèdent des canines de petite taille du type « *verrucosus* » et un museau relativement long. L'hypodigme de *Microstonyx major* provient du Luberon (France). L'holotype, une troisième molaire supérieure isolée (Gervais 1848-52, pl. XII, fig. 2), se trouve au Musée d'Avignon, mais d'autres spécimens, plus complets, provenant de la même localité sont conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, en particulier un fragment de crâne (LUB 660) et une mandibule (LUB 656) qui constituent des paratypes de l'espèce bien plus représentatifs que l'holotype lui-même. C'est à partir de ce matériel qu'il est possible de définir les caractéristiques de *Microstonyx major*. L'holotype de *Microstonyx erymanthius* (Roth & Wagner 1854, pl. 5, Fig. 1) provient du gisement de Pikermi (Grèce) et peut être daté du Turolien moyen. À ce spécimen, on peut ajouter l'hypodigme constitué par la collection Gaudry conservée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et dont l'homogénéité paraît hautement probable. *Microstonyx erymanthius* diffère de *Microstonyx major* par une taille plus faible, des prémolaires inférieures un peu plus hautes et par des molaires (surtout M3/3) dont les tubercules accessoires sont moins nombreux et moins développés. Notons que la première prémolaire inférieure est absente dans les deux espèces. Ces faibles différences ont conduit plusieurs auteurs à considérer qu'il ne s'agissait que de deux sous-espèces, voire même d'une seule espèce, *Microstonyx major*. Nous opterons ici pour deux sous-espèces, *Microstonyx (Microstonyx) major major* et *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius*.

L'espèce *antiquus* a été décrite par Kaup (1833) à partir de matériel provenant du gisement vallésien d'Eppelsheim (Allemagne). Elle se distingue des autres espèces de *Microstonyx* par une canine plus forte, par la présence de la prémolaire antérieure, P1/1, au maxillaire et à la mandibule, par des prémolaires, surtout P/4, dont le lobe antérieur, plus large, donne à la dent un aspect plus trapu et, semble-t-il, par un museau plus court. La M/3 inférieure possède également un cingulum antéro-buccal très épais. Ces différences ont été interprétées, soit comme caractéristiques d'un sous-genre particulier : *Microstonyx (Limnostonyx)* Ginsburg 1988, soit comme montrant l'appartenance de l'espèce *antiquus* à un genre défini dans les Siwaliks : *Hippopotamodon* Lydekker 1877 (Pickford 1988, 1993 ; Van der Made 1990). N'ayant pu observer le matériel sur lequel repose ce dernier genre, nous ne nous prononcerons pas sur cette attribution. Dans cet article, nous rattacherons l'espèce *antiquus* à *Microstonyx (Limnostonyx)*. En accord avec les opinions de Thenius (1972), de Golpe Posse (1978, 1979, 1980) et de Ginsburg (1988) mais, contrairement à l'avis de Van der Made et Moya Sola (1989), nous conserverons dans l'espèce *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus* les crânes de Statzing et de Terrassa ainsi que les pièces de Montredon. Les caractères morphologiques nous paraissent plus importants que les différences de taille qui, d'ailleurs, recoupent la variation des quelques spécimens d'Eppelsheim (Hunnerman 1968).

Matériel de Grèce du Nord. — *Nouvelles collections*

Vathylakkos 2 : hémimandibule droite, P/2-M/3 (VTK 71) ; M/3 gauche (VTK 56) ; I/1 gauche (VTK 57) ; I/2 gauche (VTK 58) ; I/3 droite (VTK 59) ; I/1 gauche (VTK 61) ; P/3 gauche (VTK 62) ; P/4 gauche (VTK 63) ; maxillaire, P3/-M3/ droites et P2/-M3/ gauches (moulage, VTK 94, original au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Toutes ces pièces pourraient appartenir à un même individu.

Ravin des Zouaves n° 5 : hémimandibule droite, P/3-M/2 et M/3 cassée (RZO 328).

Prochoma : P/4 gauche (PXM 37).

Dytiko 1 : hémimandibule gauche, P/3-M/3 (DTK 286) ; hémimandibule droite I/1-I/2 et C-M/3 (DTK 287) ; fragment de crâne, P4/-M3/ gauches et P3/-M3/ droites (DTK 288). Ces trois pièces appartiennent à un même individu.

Ces fossiles seront conservés dans les collections du Laboratoire de Géologie de l'Université de Thessalonique (Grèce).

Anciennes collections

Quelques pièces dont la provenance exacte est inconnue proviennent des fouilles exécutées par Arambourg. Elles sont étiquetées Slq et conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

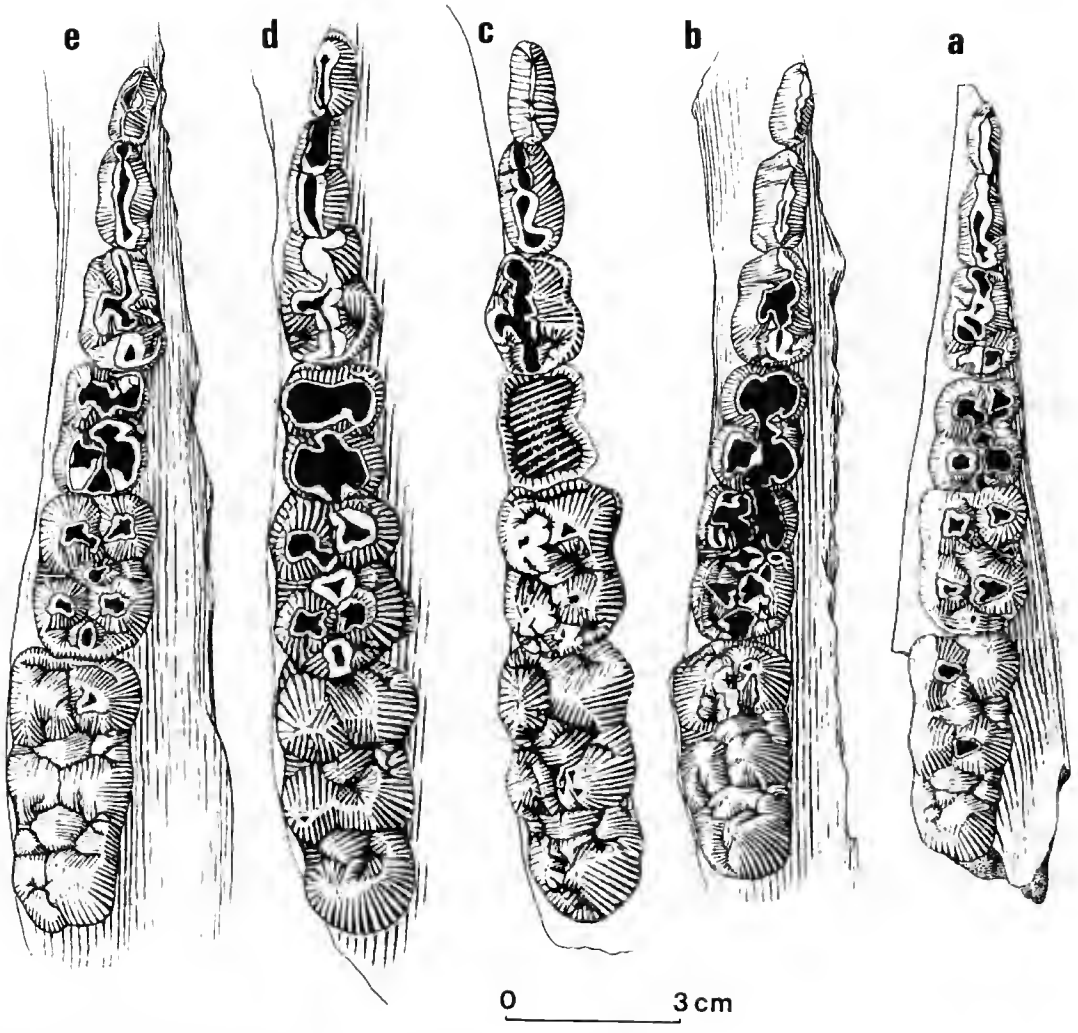


FIG. 1. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires inférieures droites, vue occlusale. a, Maragha. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius* MAR 605 (MNHN, Paris); b, Vathylakkos 2. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius* VTK 71 (Univ. de Thessalonique); c, Pikermi. *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* PIK 754 (MNHN, Paris) (avec M/3 gauche inversée); d, Luberon. *Microstonyx (Microstonyx) major major* LUB 656 (MNHN, Paris); e, Dytiko 1. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *major* DTK 287 (Univ. de Thessalonique).

DESCRIPTION

Spécimens de Vathylakkos 2, Ravin des Zouaves n° 5 et Prochoma

Mâchoire inférieure (tableau 1, Figs 1b, 2b, 3b). Le spécimen le mieux conservé provient de Vathylakkos 2. L'aplatissement bilatéral des incisives détermine la présence d'une crête sur la face linguale. On peut noter que la couronne de I/2 est complète, pratiquement sans trace

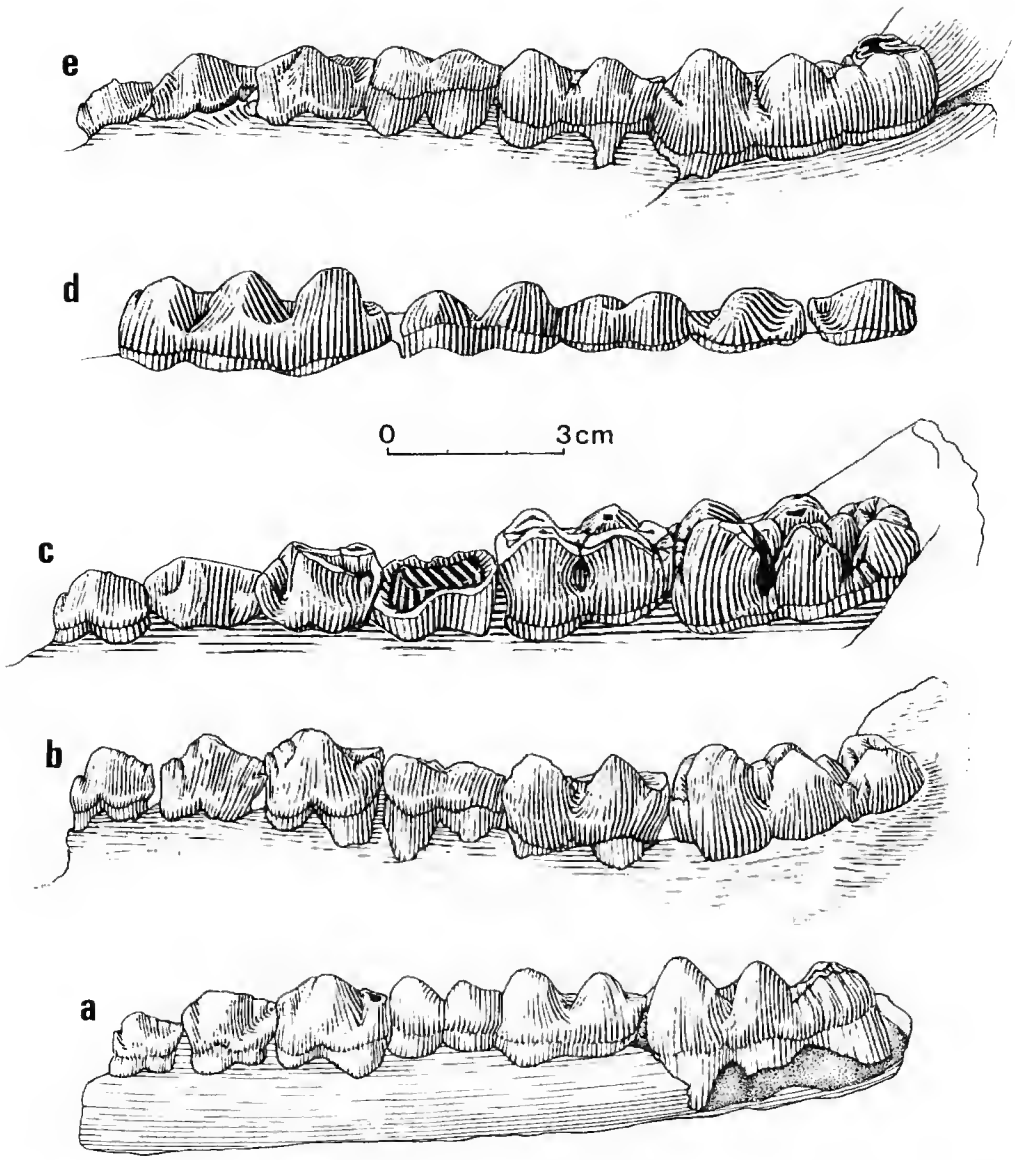


FIG. 2. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires inférieures, vue linguale. a, b, c (sauf M/3 gauche inversée), e, droites ; d, gauche. Mêmes symboles que pour la figure 1.

d'usure. Cette couronne mesure 50 mm de l'apex au collet. On ne peut dire s'il existait ou non une P/1. Les autres prémolaires augmentent de taille de P/2 à P/4 et deviennent de plus en plus complexes. P/4 possède un tubercule accessoire antérieur assez bas ; le tubercule principal est

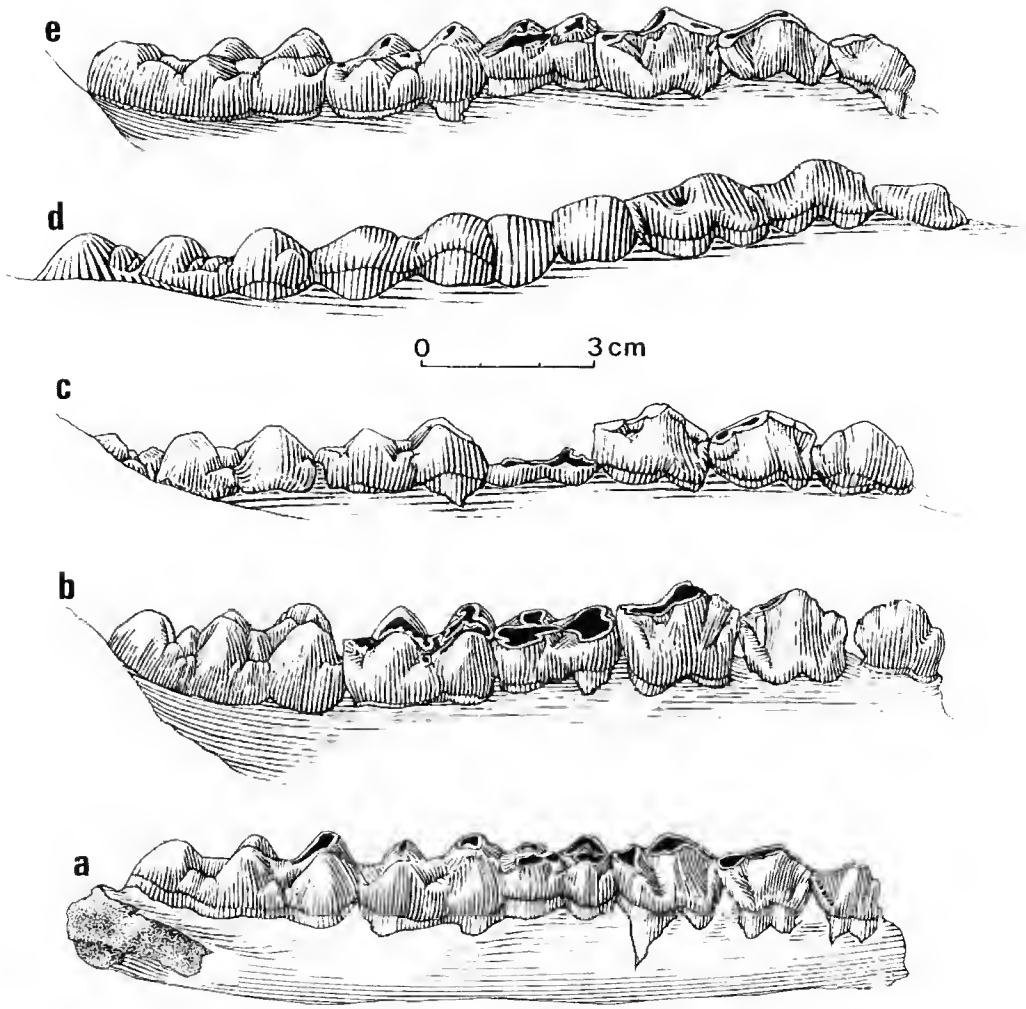


FIG. 3. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires inférieures droites, vue labiale. Mêmes symboles que pour la figure 1.

flanqué d'un métaconide important et suivi d'un talonide dilaté. La longueur des molaires croît également de la première à la dernière. M/1 est fortement abrasée alors que M/3 est vierge d'usure. Sur M/3 il existe un cingulum antérieur étroit et limité. Des tubercules accessoires sont présents mais relativement faibles dans les vallées latérales et absents sur la face linguale, le troisième lobe de M/3 est formé de deux tubercules inégaux, l'externe plus fort que l'interne.

La mandibule RZO 328 n'est pas très bien conservée mais elle ne diffère pas du matériel de Vathylakkos 2. Il en est de même de la P/4 isolée de Prochoma.

TABLEAU 1. — Mensurations des dents inférieures de *Microstonyx* de Macédoine (DTK = Dytiko ; VTK = Vathylakkos 2 ; RZO = Ravin des Zouaves n°5 ; PXM Prochoma). L = Longueur, l = largeur.

		I/1	I/2	I/3	C	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P/2-P/4	M/1-M/3	P/2-M/3
DTK 286g	L	8	8,2				18,9	19	22,3	28,8	45,2		96,7	
	l	11,7	10,6				10,2	15,7	16,6	21,5	24			
DTK 287d	L	8,8			11,8	15,4	18,7	20,6	21	27,9	45,4	53,6	96	150
	l	10,9			7,4	7,6	9,7	15,2	16,1	20,3	23,1			
VTK 71	L					14,9	17,9	20,6	21,8	26,3	40,2	55,3	88,6	146
	l					7,5	9,7	14,8	15,7	19,5	21,8			
VTK 56	L										42,6			
	l										21			
VTK 62	L						18							
	l						10,3							
VTK 63	L							20,3						
	l							15,1						
RZO 328	L						19,5	20,5	21,2	27,7				
	l						11,8	16,3		19,2	24,5			
PXM 37	L							20,2						
	l							14,4						

Mâchoire supérieure (tableau 2, Figs 4b, 5b, 5c). Elle n'est connue qu'à Vathylakkos 2. Les incisives ne sont représentées que par une I1/ cassée mais qui devait être allongée. Il n'y a pas de P1/ et un diastème relativement important devait séparer la canine, absente sur le spécimen, de la P2/. Sur P3/, un cingulum postéro-lingual, plus faible que celui qui existe sur les pièces de Pikermi, délimite un petit bassin peu profond. P3/, élargie en arrière, présente un contour occlusal triangulaire. P4/ est nettement molarisée avec deux tubercules externes individualisés. Sur les molaires, des tubercules accessoires linguaux sont présents mais faibles. Comme à la mâchoire inférieure, la première molaire est bien usée alors que la troisième est encore très fraîche.

Discussion. En fait, ces pièces ressemblent à celles de Pikermi, gisement-type de *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* mais elles sont encore plus proches du matériel de Maragha conservé à Paris (MNHN). On retrouve sur les pièces dentaires la même taille et la même simplicité des troisièmes molaires. Il est clair qu'elles appartiennent à un même ensemble que celles de Grèce du Nord. Les sites de Vathylakkos 2, Ravin des Zouaves n°5 et Prochoma sont datés du Turolien inférieur et sont un peu plus anciens que Pikermi (BONIS *et al.* 1988 ; BONIS *et al.* 1992). On peut penser qu'il en est de même des sites de Maragha qui ont fourni le matériel conservé au MNHN de Paris. Entre les deux niveaux, l'évolution se traduit surtout par un accroissement de la taille moyenne portant sur les M3/3 et par une certaine complication de ces mêmes dents. Nous pouvons identifier les spécimens de Vathylakkos, Ravin des Zouaves n° 5 et Prochoma comme *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius*.

Spécimens de Dytiko 1

Ces spécimens appartiennent à un adulte mâle jeune d'une taille comparable à celle du *Microstonyx (Microstonyx) major major* du Lubéron. Le crâne n'est que très incomplètement conservé. Les apophyses jugulaires sont, comme chez tous les *Microstonyx*, très développées.

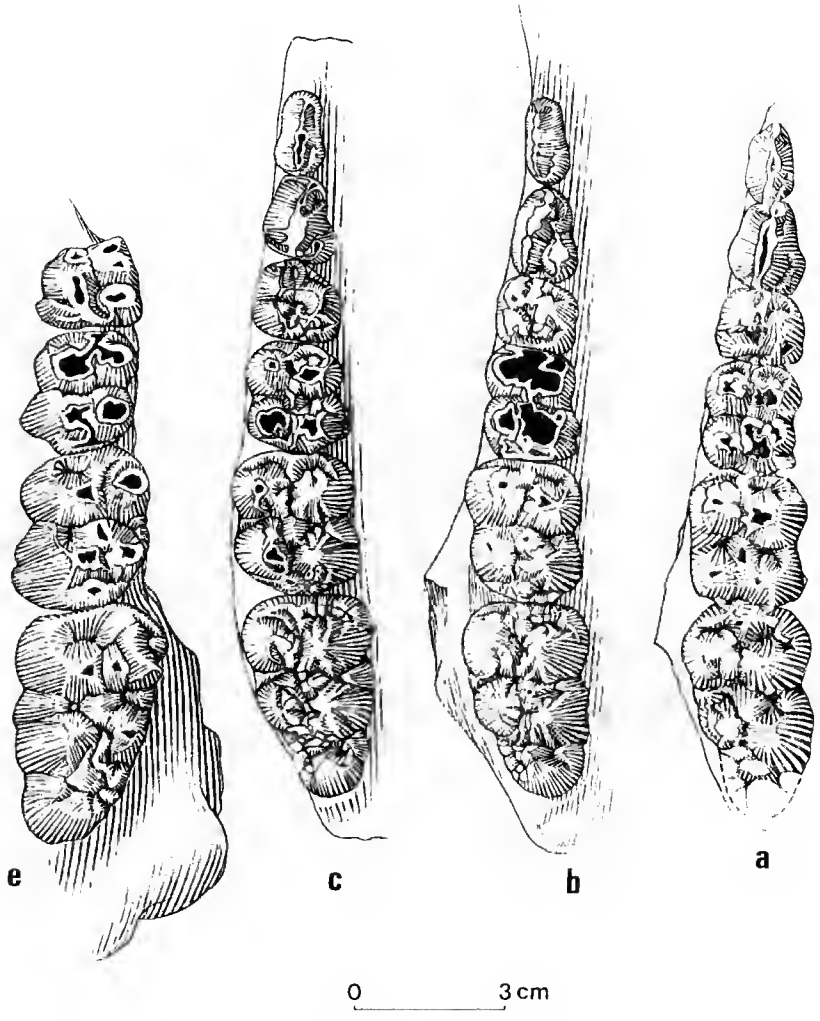


FIG. 4. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires supérieures, vue occlusale. a, b, c, droites ; e, gauche. a, Maragha. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius* MAR 618 (MNHN, Paris) ; b, Vathylakkos 2. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius* VTK 94 (MNHN, Paris) ; c, Pikermi. *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* PIK 763 (MNHN, Paris) ; e, Dytiko 1. *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *major* DTK 288 (Univ. de Thessalonique).

La face est courte : l'arrière de M3/ se trouve au niveau du bord antérieur de l'orbite, alors que sur les crânes provenant de Pikermi ou du Lubéron, l'arrière de M3/ est beaucoup plus antérieur. Toutefois, cette différence pourrait être due à l'âge biologique un peu plus jeune du spécimen de Dytiko (VAN DER MADE *in litteris*). Ce spécimen étant un mâle, il ne peut s'agir d'une différence sexuelle, les mâles ayant d'après VAN DER MADE (1991) un museau plus allongé que les femelles. Les choanes s'ouvrent postérieurement par rapport aux M3/.

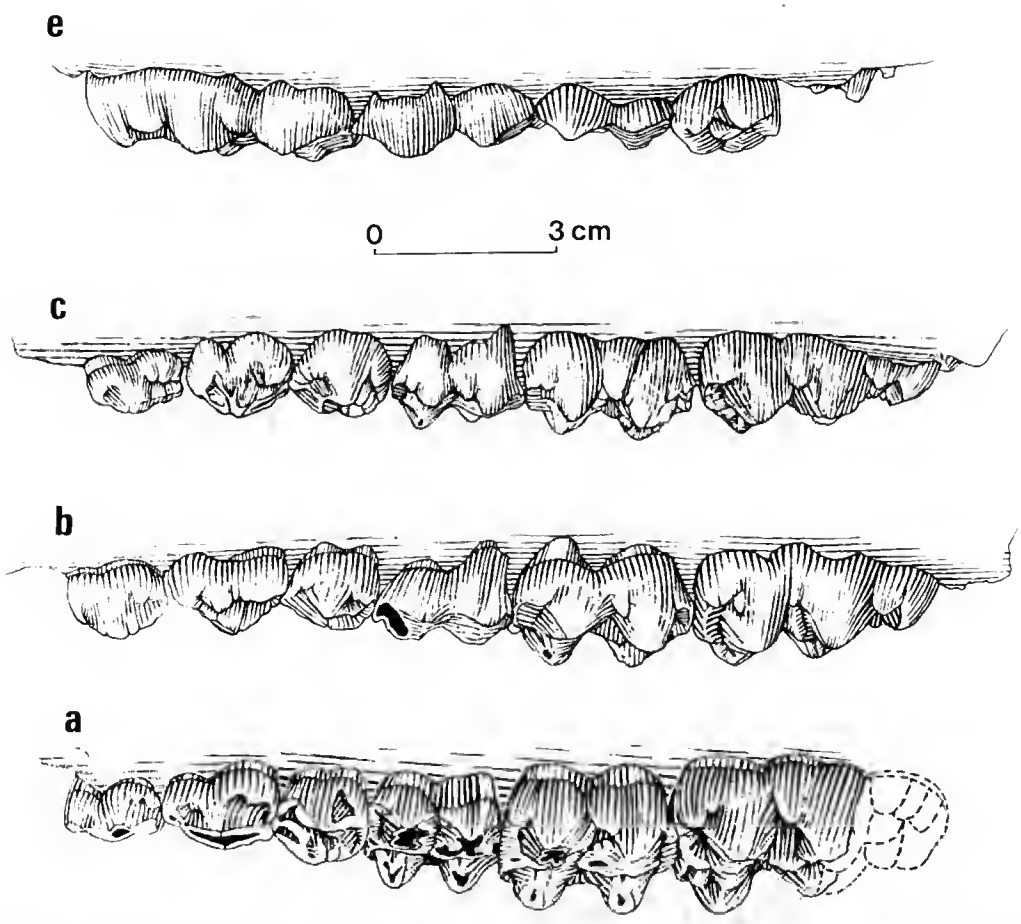


FIG. 5. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires supérieures, vue linguale. a, b, c, droites ; e, gauche. Mêmes symboles que pour la figure 4.

Mâchoire inférieure (tableau 1, Figs 1e, 2e, 3e). Les incisives inférieures sont très usées. La canine est petite, courbée vers l'arrière et de type *verrucosus*. Il n'y a pas de P/1. La canine et P/2 sont séparées par un diastème court. Le rapport longueur du diastème sur longueur M/1-M/3 est de 39,6 à Dytiko, alors qu'il est de 53 à Pikermi, 51 au Luberon et entre 55 et 60 à Maragha. La faible longueur du diastème traduit le raccourcissement de la face, déjà observé ci-dessus.

Les prémolaires sont basses. P/2 et P/3 sont plutôt longues et simples. P/4 est massive, le tubercule antérieur est faible, les deux tubercules principaux sont situés au même niveau, le tubercule interne s'allongeant parallèlement à l'axe de la dent jusqu'à atteindre le niveau du talonide ; la vallée labiale séparant le talonide des deux tubercules principaux est profonde et bordée de tubercules accessoires. Les molaires ont des tubercules principaux coniques, bas et larges, les bourrelets cingulaires sont larges et les tubercules accessoires hauts.

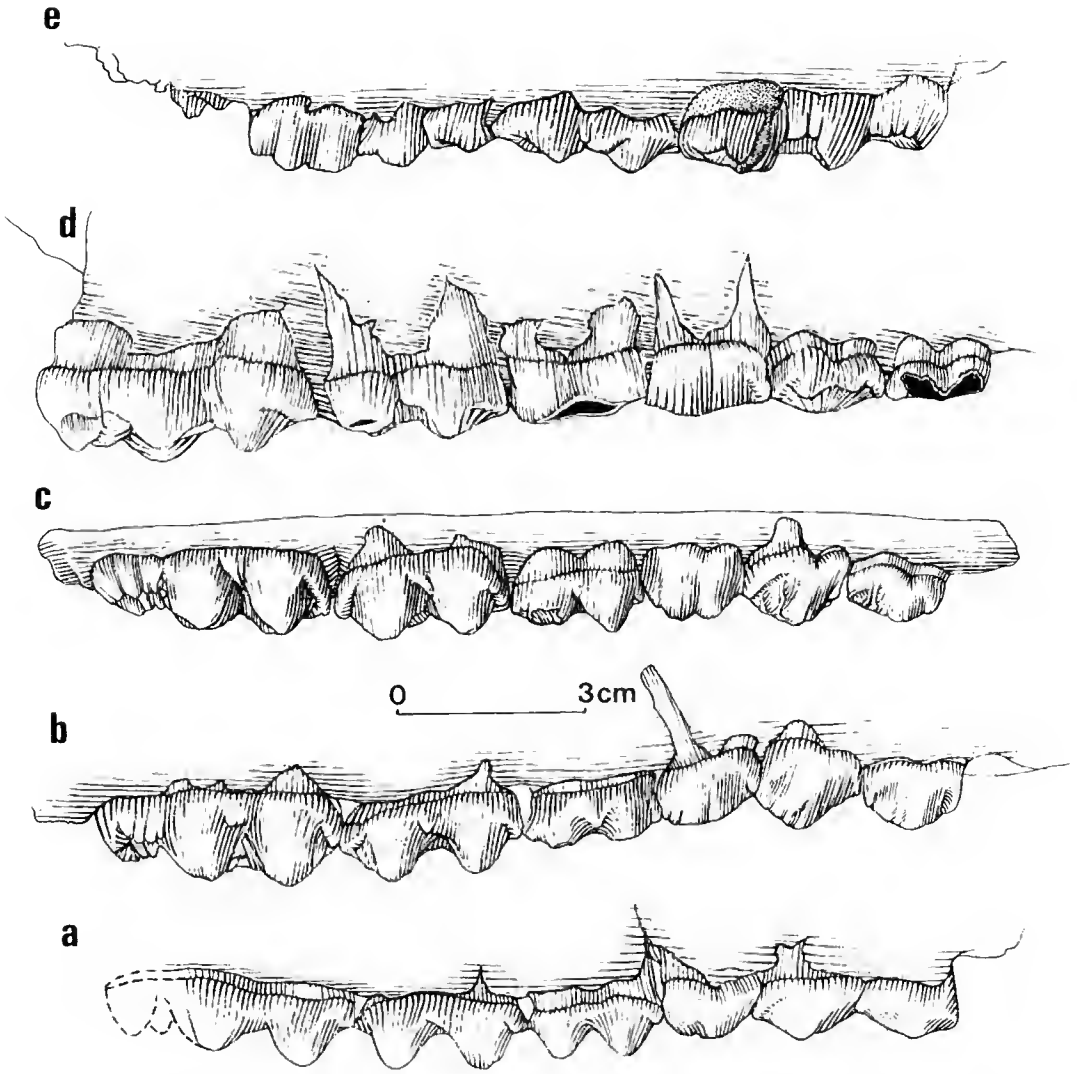


FIG. 6. — *Microstonyx (Microstonyx)*, rangées dentaires supérieures, vue labiale. a, b, c, d, droites ; e, gauche. Même légende que pour la figure 4, sauf d, Luberon : *Microstonyx (Microstonyx) major major* LUB 660 (MNHN, Paris).

Mâchoire supérieure (tableau 2, Figs 4e, 5e, 6e). Les rangées dentaires supérieures sont légèrement divergentes vers l'avant : la largeur du palais est de 38 mm au niveau du premier lobe de M3/ et de 48 au niveau de P4/. La partie antérieure du crâne ayant disparu, on ne peut s'assurer de la présence ou de l'absence de P1/.

P3/ est incomplètement conservée. Sa face labiale montre un parastyle faible et un métastyle très proéminent. Le tubercule principal a la forme d'un cône épais et ne montre pas trace de

TABLEAU 2. — Mensurations des dents supérieures de *Microstonyx* de Macédoine (DTK = Dytiko; VTK = Vathylakkos 2).

		P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/	P2/-P4/	M1/-M3/	P2/-M3/
DTK 288g	L			18	22,4	29,1	45,2		98,1	
	l			19,9	21	26,3	29,9			
DTK 288d	L		17	17,8	22	31,7	46,3		102	
	l		17	20,4	20,6	27	29,5			
VTK 94d	L	16,5	17,8	14,5	21,5	27,1	37,6	49,9	89	141
	l	10,3	13,8	17,2	19,5	23,1	25,4			
VTK 94g	L	16,5	17,8		22,1	27,7	38,9	51,5	88	
	l	10,8	14,7		18,9	24	25,6			

subdivisions, il est bordé lingualement par un cingulum bien développé, surtout vers l'arrière où il délimite un petit bassin.

P4/ est molarisée, elle a un contour occlusal presque carré. Sur la face labiale on distingue un parastyle net ; un sillon médian délimite les deux tubercules externes. Les bourrelets cingulaires antérieur et postérieur sont forts. Dans l'angle postéro-lingual se trouve un tubercule accessoire important. Les molaires se caractérisent par des bourrelets cingulaires très larges, des tubercules accessoires hauts atteignant le niveau de la surface occlusale et fermant les vallées linguales, les tubercules principaux des molaires sont larges et bas.

Discussion. Le *Microstonyx* de Dytiko diffère des *Microstonyx* de Pikermi et du Mont Luberon par quelques caractères dérivés : sur les molaires, tubercules accessoires beaucoup plus développés, fermant les vallées entre les lobes et atteignant le niveau de la surface occlusale et tubercules principaux bas, P4 plus complexes. Cependant la face du *Microstonyx* de Dytiko n'était pas aussi allongée que celles des formes de Pikermi et du Luberon mais plus voisine de celles du *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus* de Terrassa ou de Stratzing, différence expliquée sans doute, comme nous l'avons vu ci-dessus, par l'âge biologique du spécimen de Dytiko. Les dents décrites et figurées par PICKFORD (1988) sous le nom d'*Hippopotamodon sivalense* sont très proches de celles de Dytiko, sauf pour la taille nettement supérieure. Mais chez *Hippopotamodon sivalense* les choanes s'ouvrent plus antérieurement, juste au niveau de l'arrière des M3/ et la canine serait de plus grande taille. En fait, nos spécimens peuvent être rapprochés de ceux du Luberon sous le nom de *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *major*.

Anciennes collections

Les pièces conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (fouilles C. ARAMBOURG) proviennent certainement de plusieurs localités distinctes mais elles ont été regroupées sous la seule appellation de Salonique. Elles présentent dans leur ensemble la taille et la morphologie des pièces de Vathylakkos 2 et du Ravin des Zouaves n° 5 et, comme celles-ci, peuvent être identifiées comme *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *erymanthius*.

Évolution du genre Microstonyx

Le matériel de *Microstonyx* disponible au MNHN de Paris ainsi que les nouvelles pièces de Grèce permettent d'avancer quelques hypothèses sur l'évolution de ce genre au cours du

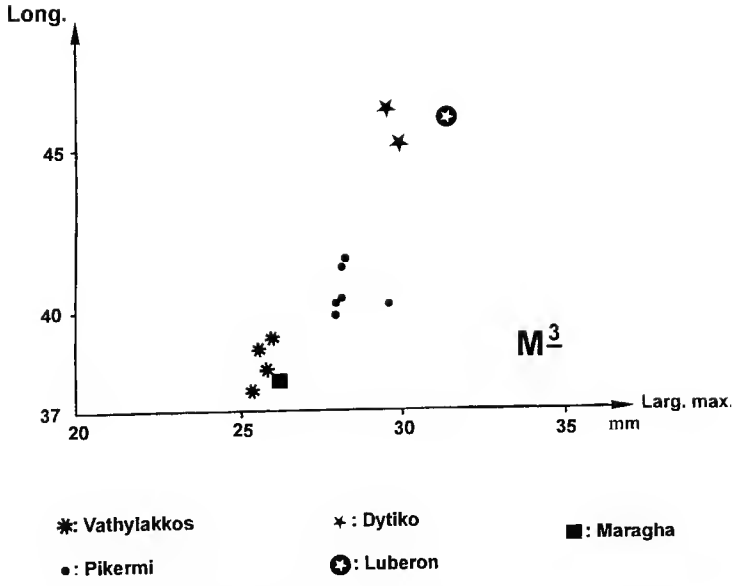


FIG. 7. — Diagramme de dispersion (largeur maximale/longueur) des M3/ de *Microstonyx (Microstonyx)*.

TABLEAU 3. — Mensurations des dents inférieures de *Microstonyx* de Pikermi (PIK), Maragha (MAR) et du Luberon (LUB) conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

		C	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P/2-P/4	M/1-M/3	P/2-M/3
PIK 760	L				19,9	21,2	26,9	44			
	l				14,7		21,4	24			
PIK 754g	L						27,8	45,1			
	l						20,5	22,7			
PIK 754d	L		16,9	18,1	20	18,5	28	44,4	55,5	99,5	155
	l		8	10,5	16,8		20,6	22,4			
PIK 757	L			18,5	19,1	19,6	26,9	41,5		91,9	
	l			12,2	15,8	16,2	20,1	22,4			
PIK 755	L				18,4	20,8	28,1	44			
	l				14,8	18	22	25,4			
PIK 756	L					21,5	28,2	44			
	l					16,7	21,4	24,5			
MAR 601g	L			16,9	19	18,7	24,7	41,7		87,8	
	l			9,6	14,6	16,3	20,4	21,7			
MAR 601d	L		14,5	16,5	18,2	18,5	25,9	41,7	50,3	87,8	139,7
	l		7,5	10,2	14,3	16	20,2	22,5			
MAR 602g	L	9	12,7	15,8	18,8	17,7	23,7	36,7	47,7	82,8	133,6
	l	6,7	6,9	10,4	14,6	15,9	19	21,5			
MAR 602d	L	10	14	16,8	18	18,2	24,1		49,6		
	l	6,5	7,2	10,9	14,6	15,5	19				
MAR 603g	L		13,5	17,5	18,8	21,3		39,4	47,8	88,1	141,3
	l		7,7	9,6	14,4	17		20,7			
MAR 603d	L		12,6	16,3	18,2	21,4	27,7	39	49,3	90	140,4
	l		8,2	9,6	13,4	17	21	21,4			
MAR 604g	L			18,9							
	l			9							
MAR 604d	L			18	20,2	20,8	25,4				
	l			9	14,6	16	19,5				
MAR 605	L		12,4	16,6	18,1	17,8	25,2	40,4	47,5	64	133
	l		6,8	9,7	14,9	15,6	19,6	20,7			
LUB 656g	L			19,1	20,9	22,1	30	45,1		102	
	l			10,8	16,7	17,9	23,2	28			
LUB 656d	L		17,3	20,4	20	23,2	29,7	44,3	66	98	156
	l		8,4	10,8	17,2	18,2	23,4	25			
LUB 657g	L			17,5	19		25,8	41			
	l			9,9	15,5		21	22,5			
LUB 657d	L		14,2	17,7	18,4			44,5	51,3		
	l		7,9	9,7	14,7						
LUB 658g	L			17	19,6	20	26,7	44,3		94	
	l			9,7	16	16,3	20,8	23,2			
LUB 658d	L		18,3	17,1	20		26,1	43,5	50,5		
	l		6	10,3	15,7		21,2	23,7			

Miocène supérieur. Les pièces les plus anciennes, celles de Vathylakkos 2, du Ravin des Zouaves n° 5 ou de Prochoma sont datées de la base du Turolien ou MN 11. Le dernier lobe des troisièmes molaires est relativement simple et peu allongé, elles sont un peu plus petites que l'hypodigme de *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* de Pikermi, mais on peut les rapprocher de cette sous-espèce. C'est dans le même ensemble que nous regroupons les fossiles de Maragha conservés à Paris. La différence de taille avec les spécimens de Pikermi s'explique, selon nous, par l'âge plus récent de ce dernier gisement (Turolien moyen = MN 12). *Microstonyx (Microstonyx) major major* du Luberon est un peu plus grand et le troisième lobe des molaires est plus allongé et plus complexe. On peut penser que le site du Luberon qui a fourni les fossiles figurés par GERVAIS (1848-52) et GAUDRY (1873), bien qu'encore Turolien, est un peu plus récent. Il pourrait se situer vers la fin de MN 12 ou le début de MN 13. Enfin, un stade un peu plus dérivé est représenté à Dytiko 1, gisement qui est daté du Turolien supérieur ou de MN 13 (BONIS *et al.* 1988), nous déterminons donc les fossiles de ce gisement comme *Microstonyx (Microstonyx) major* aff. *major*.

Les différences qui séparent les deux échantillons de Grèce du Nord, Vathylakkos 2 et Ravin des Zouaves n° 5 d'un côté et Dytiko 1 de l'autre, sont extrêmement nettes, ces deux groupes de localités se trouvant aux deux extrêmes de l'échelle stratigraphique sur laquelle se déroule l'évolution connue de *Microstonyx*. Cette évolution paraît avoir été progressive et il peut être difficile de séparer, d'un point de vue taxonomique, deux ensembles successifs s'ils sont proches dans le temps. En fait la distinction métrique des différents ensembles de *Microstonyx* dans le Turolien présente une certaine ambiguïté. Pour les dents supérieures (Fig. 7), il apparaît que, au vu de notre échantillon, on peut rapprocher la forme de Dytiko de *Microstonyx (Microstonyx) major major*, tandis que les spécimens du Turolien inférieur (Vathylakkos et, sans doute, Maragha) sont plus proches, quoique différents, de ceux de Pikermi. En revanche, la répartition des M/3 inférieures (Fig. 8) ne permet pas de séparer les pièces de Pikermi (*erymanthius*) de celles du Luberon (*major*), ce qui explique la position des auteurs qui ne reconnaissent pas la validité des deux espèces ou sous-espèces. En revanche, les pièces de Vathylakkos et de Maragha restent bien isolées. On pourrait peut-être envisager un découpage taxonomique différent, dans lequel la sous-espèce *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* disparaîtrait au profit de *Microstonyx (Microstonyx) major major*, alors que le matériel de Vathylakkos et Maragha serait rassemblé sous un nom subspécifique différent. Un complément de matériel sera sans doute nécessaire pour trancher et la solution que nous avons adoptée pourra être considérée comme provisoire. De nouveaux spécimens ont été récemment mis au jour dans le gisement Miocène supérieur de Nikiti (Macédoine, Grèce). KOSTOPOULOS (sous presse) les rapporte à *Microstonyx major*.

Comparaisons

Le genre *Microstonyx*, au sens défini dans cet article, a été signalé dans de nombreux gisements du Miocène supérieur, Vallésien et surtout Turolien. Cependant les restes sont souvent fragmentaires et de ce fait leur détermination est difficile. Les fossiles provenant de deux régions, l'Espagne (VAN DER MADE *et al.* 1992) et l'ex-URSS (TROFIMOV 1951), ont fait l'objet de révisions plus ou moins récentes et pourront nous servir de termes de comparaisons.

Espagne. Les sites du Miocène supérieur espagnol ont livré un matériel important en nombre mais souvent fragmentaire, exception faite d'un crâne provenant de Terrassa (Torrent de Febu-

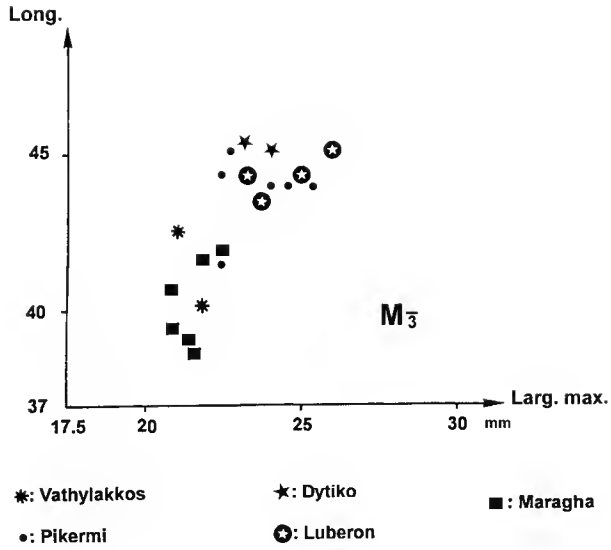


FIG. 8. — Diagramme de dispersion (largeur maximale/longueur) des M/3 de *Microstonyx (Microstonyx)*.

TABLEAU 4. — Mensurations des dents supérieures de *Microstonyx* de Pikermi (PIK), Maragha (MAR) et du Luberon (LUB) conservées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

		P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/	P2/-P4/	M1/-M2/	P2/-M3/
PIK 763g	L			15,3	22,5	28,7	39,2		91	
	l			18,5	20	25,7	26,9			
PIK 763d	L	16,3	16,5	15,3	21,8	28,5	39,9			
	l	10,9	16,1	18,8	20,4	25,7	27,9			
PIK 764g	L	16,6	17,3	17,2	21,5	28,5	40,1	51,4	92,3	145,2
	l	11,3	15,4	19,8	21,2	25,1	28,2			
PIK 764d	L	16,8	17,3	17,1	21,4	28,6	40,3	51,4	90,8	145
	l	11,3	15,3	20	21,2	25,3	28,1			
PIK 780g	L	16,6	17	15,5	20	25,5		50		
	l	10,7	16,5	20	22	27,7				
PIK 780d	L	16,8	16	16,5	21,7	26,9	41,4	49,6		
	l	11	17,1	20		27,5	28,1			
PIK 781g	L			17,3	21,3	28,5	40,2			
	l			19,5	24	27,6	29,6			
PIK 781d	L			16,8	20,6	28,3	39,6			
	l			20,5	23	27	29,4			
LUB 660g	L		18,7	17,5		29,4	46			
	l			22,2		28,2	31,8			
LUB 660d	L		18,4	17,7	21,2	30,6	46,8	54,8	100	155,7
MAR 618g	L				20,6	26,4	38		87,6	
	l				18,7	23,2	26			
MAR 618d	L	15,2	16,8	13,9	20,2	26,3		46,1		
	l	9,4	14,7	17,6	18,5	23	25			

lines) et des restes principalement dentaires de Piera. La presque totalité de ce matériel a été rattachée à *Microstonyx major* (VAN DER MADE *et al.* 1992).

Le crâne de Terrassa présente un museau modérément allongé et la partie postérieure de M3/ se trouve légèrement en avant du niveau du bord antérieur de l'orbite (environ 1 cm). Cette même distance atteint 3 ou 4 cm sur les crânes connus de *Microstonyx* (*Microstonyx*). La canine supérieure est représentée par une alvéole dont le diamètre maximal atteint 22 mm; cette dent était donc plus forte que les canines connues sur les crânes de *Microstonyx* (*Microstonyx*) à Pikermi ou à Cucuron. La première prémolaire supérieure P1/ est présente. Chez les *Microstonyx* de Pikermi, elle peut être présente ou absente. Les dents jugales de Terrassa sont plus longues que celles provenant des gisements grecs que nous avons étudiés, la P4/ étant aussi plus large. Le crâne de Terrassa rappelle beaucoup celui trouvé à Stratzing et déterminé, fort justement à nos yeux, *Microstonyx antiquus* (THENIUS 1972). La taille des molaires est également compatible avec celle des dents de Montredon que GINSBURG (1988) identifie comme *Microstonyx* (*Limnostonyx*) *antiquus*. Les prémolaires supérieures de ce dernier gisement, aussi larges que celles de Terrassa, sont cependant plus courtes. L'âge vallésien de Montredon correspond à celui de Terrassa et le crâne de cette localité nous paraît devoir être attribué à *Microstonyx* (*Limnostonyx*) *antiquus*, tout comme celui de Stratzing. En ce qui concerne les dents inférieures, deux P/4, dont une provenant du même site que le crâne et l'autre d'un site voisin, sont élargies antérieurement et d'allure trapue comme chez *Microstonyx* (*Limnostonyx*) *antiquus*, qu'il s'agisse des pièces d'Eppelsheim, dont l'holotype de l'espèce, ou de celle de Montredon. En revanche les M/3 de Terrassa sont plus petites que celles trouvées dans ces deux derniers gisements et ne dépassent pas la taille de celles de Pikermi, que nous avons attribuées à *Microstonyx* (*Microstonyx*) *major erymanthius*.

Dans le matériel provenant de Crevillente 2, les dents supérieures sont assez nombreuses mais il n'y a pas de M3/ complètes. Les P4/, assez grandes, atteignent la taille de celles de Cucuron ou de Dytiko. Les M/3 sont grandes, plus que toutes les pièces grecques étudiées et que celles de *Microstonyx (Microstonyx) major major* de Cucuron, et sont compatibles avec *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus*.

– Piera : les P4/ supérieures sont fortes et les M3/3 dépassent celles de Cucuron et de Dytiko.

On retrouve ces proportions dans des localités comme La Roma ou Cerro de la Garita. Dans d'autres sites, il en va un peu autrement. Ainsi, avec des P/4 inférieures trapues, les troisièmes molaires sont de taille moyenne à Das, alors que les M/3 sont plutôt petites à Puente de la Minero.

Alors que les fossiles ibériques sont récemment rassemblés en quasi-totalité dans l'espèce *Microstonyx major* (VAN DER MADE *et al.* 1992), certains avaient déjà été rattachés à *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus* (GOLPE-POSSE 1978, 1979a, 1979b, 1980). En fait, la morphologie des Suidae, relativement monotone, exige des pièces suffisamment complètes pour assurer les déterminations. La taille peut être un caractère utile mais insuffisant pour distinguer deux lignées dans la mesure où elle peut changer au cours du temps dans l'une ou l'autre de ces lignées. En outre, il paraît évident que les pièces-types des espèces doivent être des références constantes et qu'elles doivent être comparées à des lots provenant d'un seul et même gisement. Ainsi, mettre en parallèle des pièces espagnoles et un ensemble formé de fossiles provenant de « Chalon, Dionay, Mont Luberon, Montredon, Saint-Jean de Bournay and Soblay » (VAN DER MADE *et al.*

1992 : 402) n'a pas beaucoup de signification, dans la mesure où cela revient à mélanger les lignées aussi bien que les niveaux géologiques.

En conclusion, il semblerait que certains des *Microstonyx* présents en Espagne puissent être rattachés au sous-genre *Microstonyx (Limnostonyx)* Ginsburg, 1988, alors que certaines pièces seraient aussi bien compatibles avec l'autre sous-genre.

Sud de l'ex-URSS. Un matériel relativement important concernant *Microstonyx* a été récolté dans une série de gisements du Miocène supérieur de Moldavie, Ukraine, Géorgie ou Kirghizie et décrit par différents auteurs, avant d'être révisé par TROFIMOV (1951) qui donne une bibliographie complète sur la question. TROFIMOV assimile *Microstonyx erymanthius* à *Microstonyx major* qu'il distingue de l'espèce plus ancienne *Microstonyx antiquus* par des canines plus faibles et par l'absence de la P/1 inférieure et par la branche montante de la mandibule plus inclinée. TROFIMOV ne donne que les dimensions extrêmes de ses échantillons, ce qui rend les comparaisons difficiles. Un crâne provenant de Grebeniki (PAWLOVA 1913) présente un allongement modéré. Plus élancé que ceux de Strazling ou Terrassa, il est néanmoins relativement plus court que ceux de Pikermi (différence sexuelle ou liée à l'âge ?). L'âge des diverses localités s'étagerait de la fin du Vallésien jusqu'au Turolien moyen ou supérieur et, selon TROFIMOV, il n'y a pas de changements significatifs d'un site à l'autre. La détermination des ces pièces s'avère difficile dans la mesure ou l'iconographie est loin d'être parfaite et où il manque quelques mensurations importantes. Il semble qu'une révision de ce matériel pourrait être fructueuse.

Turquie. Quelques pièces appartenant à des Suidae comparables à ceux étudiés ici ont été signalées dans le Miocène supérieur de Turquie.

Il s'agit tout d'abord d'une mandibule portant toute sa denture, à l'exception de la troisième incisive et de la première prémolaire gauches, ainsi que de la couronne de la canine du même côté, découverte à Yassiören (Sinap moyen = Vallésien) et décrite sous le nom de *Dicoryphochoerus meteai* Ozansoy, 1965. Cette mandibule (OZANSOY 1965 ; pl. VII, Fig. 4), dont la taille atteint celle du type de *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus* (tableau 6), possède une canine assez forte, une P/1 bien développée, des prémolaires robustes, une quatrième prémolaire au contour subrectangulaire, identique à celle de *(Limnostonyx) antiquus*. La troisième molaire présente un hypoconulide un peu plus compliqué que celui de l'holotype mais avec un bourrelet cingulaire identique. Une P/4 isolée (OZANSOY 1965, pl. 7, fig. 2) présente les mêmes caractères que son homologue sur la mandibule. Il n'y a aucune raison pour ne pas attribuer ces pièces à *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus*. Nous rejoignons la position de PICKFORD & ERTÜRK (1979) qui rapportaient cette pièce au genre *Hippopotamodon* auquel, comme nous l'avons vu ci-dessus, pourrait appartenir le sous-genre *(Limnostonyx)*. En revanche, ce matériel diffère nettement de *Microstonyx major* et ne doit pas être rattaché à cette espèce, comme le proposent VAN DER MADE & HUSSAIN (1989).

Un fragment de mandibule portant P/4-M/3 a été figuré par SENYUREK (1952, Fig. 31 à 37). La P/4 et la M/3 sont identiques aux dents correspondantes de la mandibule du Sinap et à celles de *Microstonyx (Limnostonyx) antiquus*. Cette pièce provient du site de Akkirma II près de Gökdere. Les renseignements sur la faune qui accompagne le Suidae font défaut et il n'est pas possible de situer l'âge de ce gisement. On sait seulement qu'il est distinct de celui de Gökdere proprement dit qui, lui, pourrait appartenir au Turolien.

Un certain nombre d'autres spécimens provenant de Turquie semblent appartenir en revanche au sous-genre *Microstonyx (Microstonyx)* (PICKFORD & ERTÜRK 1979).

Conclusion sur le genre Microstonyx

Ce genre renferme des Suidae d'une taille supérieure à celle des sangliers actuels mais dont les canines sont relativement plus petites, bien qu'il existe à ce sujet des différences assez marquées entre les deux sous-genres qui ont été reconnus. Dans l'état actuel de nos connaissances, il apparaît en Europe et en Asie Mineure au début du Miocène supérieur (Vallésien) avec le sous-genre *Microstonyx (Limnostonyx)* Ginsburg, 1988 qui est connu de la Turquie jusqu'à l'Espagne. Au Turolien, il semble être remplacé par le sous-genre *Microstonyx (Microstonyx)*, plus petit et à canines encore plus faibles, que l'on retrouve aussi bien aux confins de la Perse qu'en Espagne. Ce dernier connaît, pendant la durée du Turolien, une augmentation de taille qui porte surtout sur les troisièmes molaires et qui est accompagnée par une complication de ces mêmes dents dont les tubercules accessoires se développent jusqu'à atteindre la table d'usure de la dent sur les formes du Turolien terminal de Dytiko 1. Ces différences permettent de reconnaître des ensembles d'âge différent que l'on peut rattacher à des sous-espèces distinctes : *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* à la base et *Microstonyx (Microstonyx) major major* au sommet, même si la limite entre ces deux taxons manque quelque peu de netteté. Il se pourrait également qu'au travers de sa dispersion géographique, ce sous-genre soit sujet à quelques variations et que, par exemple, les pièces d'Espagne ne répondent pas tout à fait aux mêmes canons que les pièces grecques. L'extension géographique du genre pourrait être encore plus importante si la synonymie avec le genre *Hippopotamodon*, proposée par PICKFORD (1988) et VAN DER MADE (1990), était confirmée car elle recouvrirait alors les contreforts himalayens. De plus, la présence de *Microstonyx* a été signalée avec doute dans le Miocène supérieur ou le Pliocène inférieur de Chine par PEARSON (1928). Enfin VAN DER MADE & HUSSAIN (1989) croient également identifier ce genre d'après une mandibule de Dhok Pathan et quatre fragments provenant de «Nagri». Toutefois, PICKFORD (1993) considère ces attributions comme peu étayées. *Microstonyx* disparaît avec le Pliocène où ce genre semble être remplacé par des espèces plus proches des formes modernes.

Genre **PROPOTAMOCHOERUS** Pilgrim 1925

Une mandibule fort bien conservée, provenant du ravin des Zouaves n° 5 (RZO 330), se distingue avec une grande netteté des mandibules de *Microstonyx*, quelle qu'en soit l'espèce. Elle porte I/1-I/2 et C-M/3 du côté gauche comme du côté droit, seules les troisièmes incisives sont absentes des deux côtés. La taille et la morphologie des canines indiquent sans ambiguïté qu'il s'agit d'un individu mâle.

DESCRIPTION

Corps mandibulaire (Fig. 9). La symphyse est très longue puisqu'elle se termine à l'aplomb de la partie moyenne de P/2. La face antérieure, très oblique, présente un méplat à la base qui correspond à un élargissement de l'os. La branche horizontale augmente de hauteur de l'avant

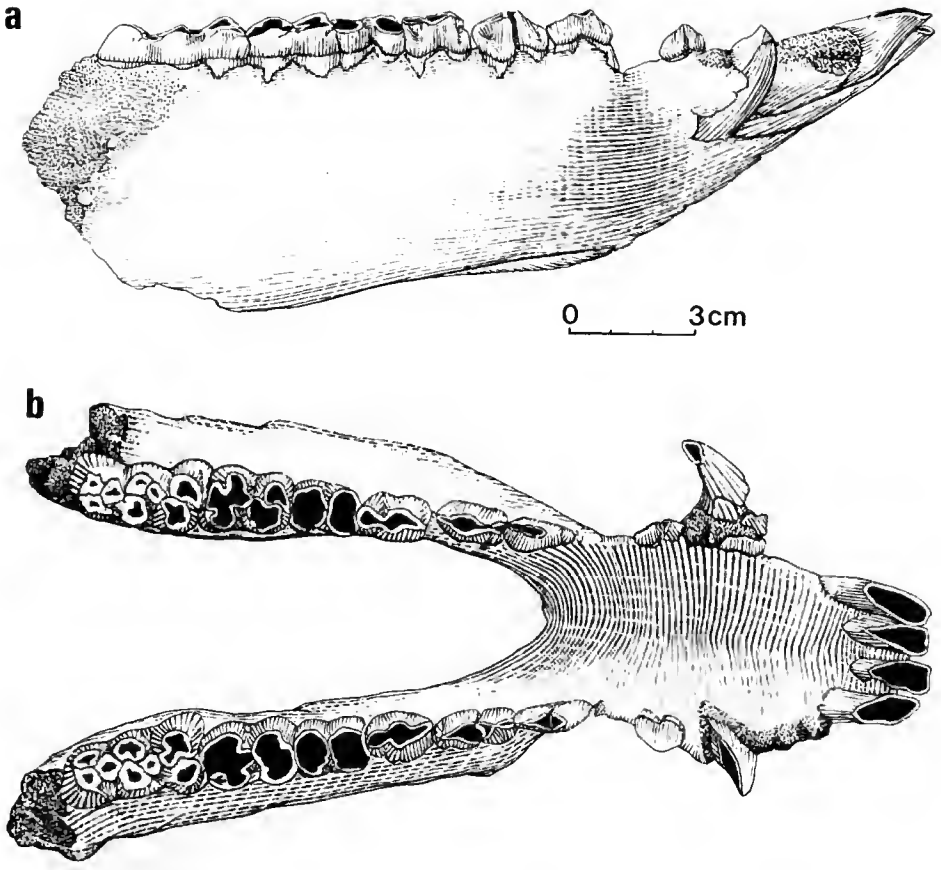


FIG. 9.— *Propotamochoerus* cf. *hysudricus*. Ravin des Zouaves n° 5. Mandibule RZO 330 (Univ. de Thessalonique). a, vue latérale droite ; b, vue occlusale.

vers l'arrière, ce qui confère à la mandibule un profil en forme de coin en vue latérale. On remarque, surtout en vue antérieure ou inférieure, un pincement des deux branches mandibulaires juste en avant des P/2.

Denture (tableau 5, Fig. 10). Les incisives sont robustes, un peu plus que chez un sanglier actuel ; leur couronne présente une section basale arrondie sur la face linguale, au lieu d'une crête aiguë.

Les canines ont une couronne élevée bien que la portion située hors de l'alvéole soit relativement courte. La section est plutôt de type *scrofa* mais la face linguale n'est qu'à peine prépondérante et la face postéro-buccale n'est que peu oblique, par rapport à l'axe de la rangée dentaire.

TABLEAU 5. — Mensurations des dents inférieures de *Propotamochoerus* cf. *hysudricus* du ravin des Zouave n°5.

		I/1	I/2	C	P/1	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P/2-P/4	M/1-M/3	P/2-M/3
RZO 330g	L	7,2	8,5		13	16,9	17,4	16,2	16,7	21	34,5	52,5	74	128
	l	11	13			6,7	10	11,9	12,4	16	19,9			
RZO 330d	L	7	8,2	13	12,2	17	17,8	15,9	17	22,6	33,6	53,3	74,4	130
	l	10,8	12,9	9,3	7,1	8	10,3	12,3	12,6	16,3	19,2			
RZO 331	L								18	22,4				
	l								13,2	17				

P/1 est séparée de la canine par un diastème minuscule qui n'excède pas deux ou trois millimètres. Sa couronne est longue, dissymétrique, la portion mésiale étant plus réduite que la distale, et elle montre un petit tubercule accessoire postérieur. Elle est portée par deux racines.

P/2 est séparée de P/1 par un diastème de 14 mm; elle est longue, aplatie et moins dissymétrique que P/1. Il existe un minuscule tubercule antérieur et un autre, postérieur, vite effacé par l'usure. Elle possède deux racines.

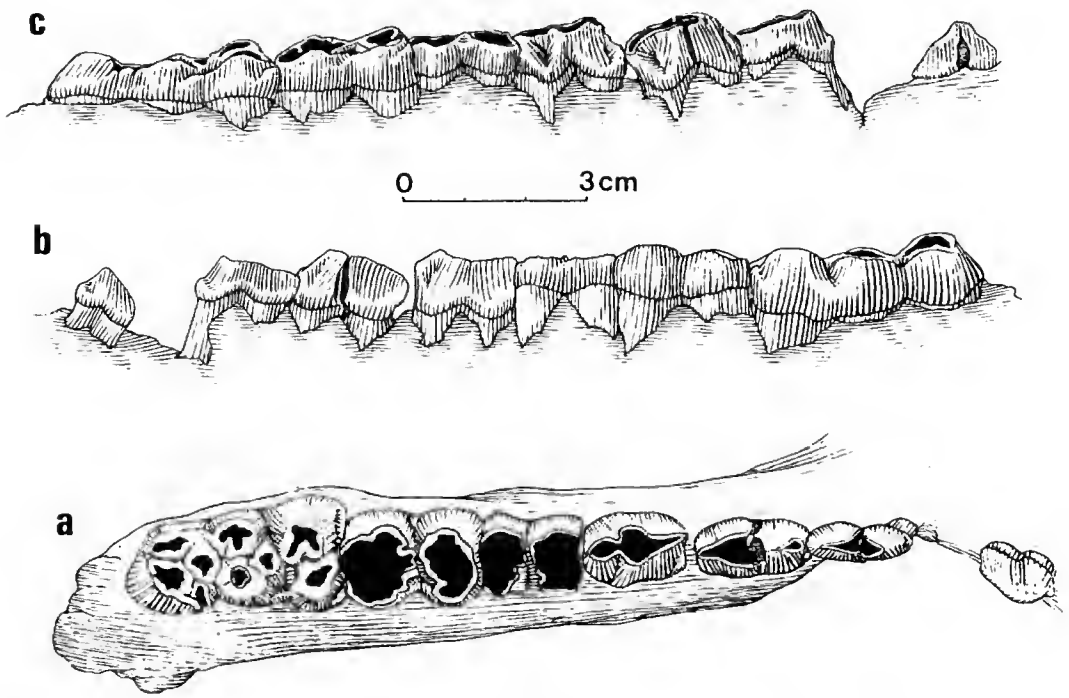


FIG. 10. — *Propotamochoerus* cf. *hysudricus*. Ravin des Zouaves n° 5. Hémimandibule droite RZO 330 (Univ. de Thessalonique). a, vue occlusale; b, vue linguale; c, vue labiale.

P/3, également aplatie, est encore plus longue que P/2. On note un petit tubercule accessoire antérieur et un, postérieur, mieux développé bien que moins haut que celui qui existe chez *Sus scrofa* et qui détermine l'ébauche d'une vallée postéro-buccale.

P/4, plus courte que P/3 et même que P/2, est aussi un peu moins aplatie. L'usure du sommet de la couronne amène à s'interroger sur la présence éventuelle d'un tubercule interne qui, s'il était présent, devait être fort discret. La face linguale est plane à l'encontre de celle de *Microstonyx* et le talonide n'est individualisé que par un sillon vestibulaire.

Les deux premières molaires sont usées et on peut seulement noter la minceur relative de leur émail. M/3 possède un premier lobe (trigonide) élargi par rapport aux deux lobes du talonide. Il n'y a pas de tubercules accessoires dans les vallées linguales mais il en existe un dans la vallée buccale postérieure, alors que l'hypoconulide est dédoublé.

Comparaisons

Microstonyx. En plus de la taille plus forte de toutes les espèces connues, *Microstonyx* se distingue clairement par la plus petite taille des incisives et surtout des canines, l'absence fréquente de P/1, par des prémolaires trapues et un tubercule accessoire très net (métaconide) sur P/4. La mandibule est également plus basse et plus allongée.

Mandibule de Samos. Décrite par THENIUS (1950), une mandibule découverte dans le Miocène supérieur de Samos rappelle beaucoup celle de RZO. La P/1 est longue et elle est séparée de P/2 par un large diastème. Celle-ci et P/3 sont plus longues que P/4 et sont étroites. Ces trois prémolaires sont un peu plus hautes et pointues à Samos; cela proviendrait de l'absence d'usure mais aussi d'une certaine inexactitude du dessin (VAN DER MADE *in litteris*). P/4 est proche de celle de RZO, le tubercule interne est à peine marqué et le talonide est élevé. M/1 est un peu plus grande qu'à RZO, mais l'usure moindre de la dent peut expliquer en partie la différence. La troisième molaire est absente sur la pièce de Samos. Nous pouvons conclure au vue de la morphologie, de la taille et des proportions des dents, que la pièce appartient à la même espèce que RZO 330.

Les dents supérieures (P1/-M2/), figurées par THENIUS (1950), appartiennent au même individu qui a fourni la mandibule. Les deux premières prémolaires sont allongées, plus même que chez *Sus scrofa* et, en ce qui concerne la P2/, beaucoup plus que chez *Potamochoerus*; elles sont aplaties latéralement. P/3 présente des proportions voisines de celles de *Sus scrofa*. P4/, avec deux tubercules externes bien distincts, est plus proche aussi de *Sus scrofa* que de *Potamochoerus* où cette dent a des tubercules buccaux qui se détachent mal en vue externe. On peut se demander quelles sont les raisons qui ont incité l'auteur à rapprocher ces pièces de *Potamochoerus*.

On sait que les gisements du Miocène supérieur de l'île de Samos n'appartiennent pas tous au même niveau géologique mais on ignore malheureusement la provenance exacte de la pièce. Elle a été décrite par THENIUS sous le nom de *Potamochoerus (Postpotamochoerus) hyotherioides* (SCHLOSSER) mais on peut se poser un certain nombre de questions sur cette attribution. La littérature relative à ces Suidae étant quelque peu complexe, un court historique sera nécessaire tant pour le nom de genre que pour le nom d'espèce.

Sus hyotherioides Schlosser, 1903. C'est à partir d'une demi-douzaine de dents provenant de la boutique d'un apothicaire chinois que SCHLOSSER a créé cette espèce. La provenance des

dents est évidemment inconnue et c'est d'après leur couleur que SCHLOSSER estime, de façon hasardeuse et sans aucune garantie, qu'elles proviendraient de l'Est de la Chine, ce qui reste d'une énorme imprécision. Le niveau géologique (ou les niveaux géologiques) et, par suite, l'âge de ces trouvailles restent encore un mystère. De plus, VAN DER MADE & HAN (1994) considèrent que «the cotypes do not include teeth of importance in taxonomy and cannot be assigned to a genus and not even to a subfamily». Cependant, PEARSON (1928) décrit sous ce nom d'espèce une mandibule et un maxillaire de Chine mais les attribue au genre *Propotamochoerus* dont nous parlerons plus loin. C'est au même binome que VAN DER MADE & HAN (1994) rattachent des dents isolées, trouvées sur le site Miocène supérieur de Lufeng (Chine). En revanche, ils excluent les fossiles de Samos, décrits par THENIUS sous le nom de *Potamochoerus (Postpotamochoerus) hyotherioides*, de ce taxon. Ils pensent toutefois que l'espèce *hyotherioides* pourrait être synonyme de *Propotamochoerus provincialis* (GERVAIS), du Pliocène du Roussillon. Ils rassemblent aussi dans ce même genre l'espèce-type *Propotamochoerus hysudricus* Stehlin, en provenance des Siwalik, *Propotamochoerus palaeochoerus*, d'Europe et la nouvelle espèce *Propotamochoerus wui* de Lufeng, qu'ils créent pour la circonstance.

Si l'on compare les deux pièces de RZO et de Samos aux dents isolées de Chine, décrites par SCHLOSSER, on note une taille un peu supérieure pour ces dernières. M/3 est aussi plus trapue avec un bourrelet mésio-buccal bien accusé, des tubercules accessoires dans les vallées, l'absence d'élargissement du premier lobe par rapport aux deux autres; l'hypoconulide de la même dent est monocuspide. Il n'y a donc aucune raison particulière de rattacher le matériel grec aux fossiles chinois. Ces derniers, d'origine inconnue et peu caractéristiques, ne devraient plus être la pierre de touche d'une espèce particulière et *hyotherioides* devrait être considéré comme un *nomen dubium*. Quoiqu'il en soit les dents de Lufeng, attribuées par VAN DER MADE & HAN (1994) à cette espèce, peuvent se distinguer de celle de Grèce par une P/4 sur laquelle le tubercule interne (métaconide) semble plus nettement individualisé, par une M/3 dont le talonide n'est pas spécialement rétréci par rapport au trigonide, par un hypoconulide unicuspide et par une canine inférieure de type *verrucosus* (VAN DER MADE & HAN 1994). Les seuls points communs entre le matériel de Lufeng et RZO 330 seraient une taille comparable et une P/3 allongée. Notons toutefois que d'une part, l'on ne sait rien de l'existence éventuelle d'une P/1 à Lufeng, ni de l'importance des diastèmes, ni de la longueur de la P/2 et que d'autre part, les dents isolées sont toujours très difficiles à déterminer chez les Suidés.

Propotamochoerus Pilgrim, 1925. Les premières pièces, attribuées plus tard à ce genre, furent décrites par LYDEKKER (1884) sous le nom de *Sus hysudricus* Falconer & Cautley, 1847. Ces derniers avaient figuré sous ce nom (pl. 70, fig. 2, 3; pl. 71, fig. 5-11), plusieurs restes de Suidae provenant des Siwaliks. Mais LYDEKKER y rajoutait quelques spécimens découverts depuis le travail de FALCONER & CAUTLEY. STEHLIN (1899-1900), dans une étude générale de la denture des Suidae, séparait le matériel de LYDEKKER en deux ensembles appartenant à deux genres différents. Pour un ensemble, il conservait le binome *Sus hysudricus* Falconer & Cautley mais pour l'autre, il adoptait le genre *Potamochoerus* tout en employant, malheureusement, un nom d'espèce identique. Il créait donc une espèce nouvelle nommée *Potamochoerus hysudricus*. Notons en passant que l'attribution à *Potamochoerus* implique probablement, dans l'esprit de STHELIN, la présence de prémolaires relativement courtes et robustes comme celles de l'espèce actuelle.

Le type de *Potamochoerus hysudricus* est une mandibule portant P/3-M/3, provenant également des Siwaliks (Geol. Survey India, B 30) et figurée par LYDEKKER (pl. 8, fig. 3).

PILGRIM (1925) décidait de créer le nouveau genre *Propotamochoerus* pour le matériel indien en choisissant comme type *Potamochoerus hysudricus* (STEHLIN). Mais un an plus tard (1926) il changeait d'avis et désignait *Potamochoerus salinus* comme espèce-type. Cependant, comme le note fort justement PICKFORD (1988), *Potamochoerus hysudricus* demeure la seule espèce-type valable en fonction des règles de la nomenclature zoologique. PILGRIM donnait aussi une diagnose dans laquelle il indiquait, en particulier, que les prémolaires étaient semblables à celles de *Potamochoerus*, donc plus robustes que celles de *Sus* ou *Hippohyus*. En outre, le tubercule principal de P/4, de forme conique, dépassait largement en hauteur les tubercules antérieur et postérieur. Les canines se situaient dans un type intermédiaire entre *scrofa* et *verrucosus*. Mais PICKFORD (1988) faisait remarquer que cette diagnose reposait surtout sur l'espèce *salinus*, dont la mandibule-type appartiendrait en fait au genre *Conohyus*, ce qui expliquerait la robustesse des prémolaires exprimée dans la diagnose de PILGRIM. Une nouvelle diagnose de l'espèce *Potamochoerus hysudricus* (*in* PICKFORD 1988) s'appuie en grande partie sur les caractères crâniens et sur ceux des dents supérieures mais elle précise aussi que la mandibule est robuste avec une symphyse se poursuivant jusqu'à l'aplomb de P/2, qu'il y a quatre prémolaires et que l'hypoconulide de M/3 est simple.

Plusieurs, parmi les espèces créées par PILGRIM pour le matériel des Siwaliks, ont été mises en synonymie avec *Potamochoerus hysudricus* (PICKFORD 1988). C'est donc avec le type de cette espèce que nous comparerons en premier la mandibule RZO 330. Mais, parmi les pièces figurées par PILGRIM sous d'autres noms, certaines rappellent quelque peu le spécimen étudié ici et elles seront examinées par la suite.

Propotamochoerus hysudricus (Stehlin). Sur la mandibule holotype de l'espèce, il n'est pas possible d'observer la canine ou les deux premières prémolaires. On remarque que P/3 est plus longue que P/4 comme sur RZO 330, mais cette P/4 est plus robuste et possède un sillon accusé sur la face linguale. Sur M/3, le trigonide n'est pas spécialement élargi par rapport au talonide et, sur ce dernier, l'hypoconulide est simple, bien qu'il existe un tubercule accessoire bien développé sur la face linguale, juste en avant de l'hypoconulide. Les éléments manquant sur cette pièce et les quelques différences que nous avons notées empêchent d'incorporer la mâchoire RZO 330 à l'espèce *Propotamochoerus hysudricus*. En outre, dans la diagnose spécifique (PICKFORD 1988), il est précisé qu'il n'existe pas de diastème dans la rangée dentaire.

Sur une autre mandibule attribuée par PILGRIM (1926, pl. X, fig. 1) à *Propotamochoerus hysudricus*, on note la présence de P/1 séparée de P/2 par un diastème, et l'allongement des trois premières prémolaires, bien que P/2 soit plus courte que sur RZO 330. Mais, comme sur la pièce-type, P/4 paraît plus robuste et possède une vallée linguale, alors que l'hypoconulide de M/3 est simple. Sur une mandibule de Suidae, le diastème entre la canine inférieure et la première des prémolaires est susceptible de varier en fonction de la taille de la canine supérieure (VAN DER MADE 1991). Cependant, cette variation n'affecte pas l'espace situé entre P/1 et P/2. La présence d'un diastème important entre les deux dents constitue un caractère particulier propre à la fois aux mandibules de RZO et de Samos, aussi bien qu'à celle décrite par PILGRIM. La présence de ce diastème ne concorde pas avec la diagnose donnée par PICKFORD (1988) pour

l'espèce *Propotamochoerus hysudricus*. Il se pourrait donc qu'il existe, dans les Siwaliks, une forme proche de celle de Grèce, à côté de *Propotamochoerus hysudricus*.

Dicoryphochoerus vagus Pilgrim, 1926. Sous un nom de genre aujourd'hui abandonné, PILGRIM (1926, pl. XV, fig. 1) figure une mandibule, provenant aussi des Siwaliks, qui rappelle la mâchoire RZO 330. La partie antérieure est brisée et on ne peut savoir s'il existait une P/1. P/2, d'après ses alvéoles, devait être allongée, P/3, aplatie, est plus longue que P/4 dont le talonide est voisin de celui de son homologue du Ravin des Zouaves; cependant, il existe une vallée linguale sur les prémolaires de la pièce indienne. La M/3 est différente par la présence d'un hypoconulide simple, bien qu'il soit précédé d'un tubercule annexe lingual.

Sus palaeochoerus Kaup, 1833. Cette espèce du Miocène supérieur (Vallésien) d'Eppelsheim (Allemagne) a servi de type au genre *Korynochoerus* Schmidt-Kittler, 1971, qui a parfois été assimilé à *Propotamochoerus* (voir PICKFORD 1988). L'holotype de *Korynochoerus palaeochoerus*, dont nous avons pu examiner un moulage au MNHN de Paris, se sépare du RZO 330 par de nombreux traits : P/3 est plus courte et moins symétrique, P/4, plus longue que P/3, possède un tubercule interne plus développé et un talonide nettement plus bas par rapport au tubercule principal et mieux différencié, les faces linguales de ces deux prémolaires ne sont pas planes et M/3, qui n'a pas un trigonide élargi, possède un hypoconulide plus étroit.

Sus provincialis Gervais, 1848-52. Cette espèce, fondée à partir de fossiles du Pliocène du Roussillon, donc plus récents que ceux que nous venons d'examiner, a aussi été rattachée au genre *Propotamochoerus*. Une portion de mandibule (GERVAIS 1848-52, pl. 22, fig. 8), que nous avons pu examiner à l'Université de Montpellier, présente une taille voisine de celle de RZO 330 mais des proportions différentes. La symphyse de la mandibule devait être plus courte. P/3 est plus épaisse et un peu plus courte que P/4. Cette dernière possède un talonide élevé mais le tubercule interne est plus fort que sur RZO 330. La face linguale de P/3 et P/4 présente une vallée, contrairement à RZO 330 où cette face est plate. Enfin le talonide de M/3 est plus simple.

Il faut signaler ici des restes provenant du Pliocène inférieur de Malusteni (Roumanie), désignés (SIMIONESCU 1930) sous le nom de *Sus provincialis*. Les mensurations des dents inférieures sont proches de celles du Ravin des Zouaves, si ce n'est que la P/2 est légèrement plus courte. La morphologie de l'ensemble des dents jugales paraît également assez voisine et la branche horizontale de la mandibule est haute, avec une symphyse longue. La P/1, représentée par ses alvéoles, est séparée de P/2 par un diastème et la canine, assez forte, se rapproche du type *scrofa*. Il se pourrait que les pièces de Malusteni appartiennent au même taxon que celles de Macédoine mais un examen direct des fossiles serait nécessaire avant d'être plus affirmatif.

Sus minor Depéret, 1890. Un autre Suidé du Pliocène, de Perpignan, peut être comparé à cette mandibule du Ravin des Zouaves. *Sus minor* repose sur un maxillaire (DEPÉRET 1885, pl. 5, fig. 1), mais des restes de mâchoires inférieures lui ont été attribués par DEPÉRET (1890, pl. 5, fig. 13, 14). On retrouve sur ces pièces des prémolaires antérieures, relativement étroites par rapport aux molaires. P/2 est petite; P/4 possède un tubercule interne peu développé mais elle est un peu plus longue que P/3. M/3 a un hypoconulide simple. Ces caractères ne s'accordent pas avec ceux de RZO 330. Une révision de cette espèce (AZZAROLI 1952), suivie d'une vue générale des Suidae pliocènes (AZZAROLI 1975), confirme les différences relevées ci-dessus.

Sus etruscus Michelotti, 1861. Cette espèce provient du Miocène supérieur (Turolien), du Monte Bamboli en Toscane. Elle a servi de type au genre *Eumaiochoerus* Hürzeler, 1982. Selon

VAN DER MADE & MOYA-SOLA (1989), elle possèderait parfois une P/1. Les autres prémolaires sont longues et étroites et l'hypoconulide de M/3 est divisé en deux tubercules. Cependant cette espèce diffère de celle de Macédoine par une canine inférieure petite et de type *verrucosus* chez les mâles (HÜRZELER 1982), une P/2 plus courte et un corps mandibulaire bas (VAN DER MADE & MOYA-SOLA 1989). Il n'en reste pas moins qu'il existe quelques rapports entre les dentures inférieures du Monte Bamboli et celle de RZO 330.

Discussion

La seule pièce publiée qui, à notre connaissance, se rapproche point par point de la mandibule du Ravin des Zouaves est celle de Samos décrite par THENIUS sous le nom de *Potamochoerus (Postpotamochoerus) hyotherioides*. Cependant, nous avons vu que cette dernière espèce s'appuyait sur des dents isolées de provenance inconnue et qu'il était souhaitable de considérer ce taxon comme *nomen dubium*. D'autre part, aucune des caractéristiques des mâchoires de RZO ou de Samos ne peut être vérifiée sur le très pauvre matériel de Chine (longueur et hauteur des P, existence d'un diastème entre P/1 et P/2, étroitesse du talonide de M/3). Il n'y a donc aucune raison de placer les pièces de Grèce dans l'espèce *hyotherioides*, si ce n'est la taille générale voisine, ce qui nous semble un caractère diagnosique tout à fait insuffisant.

Nous avons aussi reconnu quelque parenté avec certains Suidés des Siwaliks, aux prémolaires plus ou moins allongées mais sans qu'il y ait identité parfaite. Ces pièces sont actuellement rassemblées dans l'espèce *Propotamochoerus hysudricus* selon PICKFORD (1988). Il faut noter également que notre spécimen ne peut être confondu avec le *Sus palaeochoerus* Kaup. Or ce dernier, choisi pour type du genre *Korynochoerus* (SCHMIDT-KITTLER 1971), serait pour PICKFORD (1988) très proche de *Potamochoerus hysudricus* et certainement congénérique avec cette espèce, ce qui donne une acceptation assez large au genre *Propotamochoerus*, suffisante sans doute pour y rattacher les deux spécimens du Ravin des Zouaves et de Samos. Mais ces derniers, qui se distinguent, aussi bien d'*Eumaiochoerus* que des formes pliocènes de taille voisine, devraient appartenir à une espèce particulière.

Cependant l'absence dans notre matériel de restes crâniens, importants éléments de diagnose chez les Suidae, nous incite à adopter une position plus prudente. De ce fait, nous rapprocherons simplement, sous le nom de *Propotamochoerus* cf. *hysudricus*, les mâchoires du Ravin des Zouaves n° 5 et celles de Samos d'une espèce définie dans les Siwaliks.

CONCLUSIONS

Les gisements de vertébrés du Miocène supérieur de Macédoine ont livré deux types différents de Suidae. L'un, le plus fréquent, correspond au genre *Microstonyx*. Il est connu depuis le Turolien inférieur (MN 11) jusqu'au Turolien supérieur (MN 13) et, à travers le temps, cette lignée subit quelques modifications qui se traduisent par un accroissement de taille et une complexification du schéma occlusal des molaires qui apparaît plus particulièrement sur M3/3. Nous avons rapproché les formes les plus anciennes (Ravin des Zouaves n° 5, Vathylakkos et Prochoma) de *Microstonyx (Microstonyx) major erymanthius* dont l'holotype provient de Pikermi et les formes les plus récentes (Dytiko) de *Microstonyx (Microstonyx) major major* dont l'holotype provient de Cucuron dans le Luberon.

Une deuxième forme, plus rare, a été rapportée au genre *Propotamochoerus* et rapprochée de l'espèce *Potamochoerus hysudricus*. La même forme existe certainement à Samos (Grèce) et, peut-être, à Malusteni (Roumanie) dans un niveau plus récent. Les comparaisons que nous avons effectuées avec les autres espèces de *Propotamochoerus* montrent, à l'intérieur de ce genre, une certaine hétérogénéité qui pourrait indiquer que ce terme recouvre peut-être des lignées bien distinctes.

Remerciements

Les recherches sur le terrain en Macédoine ont bénéficié du concours du CNRS et de la Leakey Foundation. Nous y avons bénéficié de la collaboration de nos collègues de l'Université de Thessalonique. Dans le travail de comparaison, nous sommes particulièrement redevables au Pr L. GINSBURG qui nous a facilité l'accès aux collections du MNHN de Paris et à MM. B. MARANDAT et Cl. REQUIRAND qui nous ont permis d'examiner les spécimens conservés à l'Université de Montpellier. Nous tenons à les remercier bien vivement. Pour une lecture attentive du manuscrit et leurs remarques pertinentes, nous tenons également à remercier nos collègues, M. PICKFORD et J. VAN DER MADE. Les dessins, dus au talent de S. RIFFAUT, ont été précédés de photographies réalisées par Cl. ABRIAL et D. SERRETTE. Le manuscrit a été soigneusement préparé par G. FLORENT.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWS C.W., 1918. — Note on some fossil mammals from Salonica and Imbros. *Geological Magazine* **5** (654) : 540-543.

ARAMBOURG C. & PIVETEAU J., 1929. — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie Paris*, **18** : 59-138.

AZZAROLI A., 1952. — Filogenesi e biologia di *Sus strozzii* e di *Sus minor*. *Paleontolographica Italica* **48** : 41-76.

— 1975. — Remarks on the Pliocene Suidae of Europe. *Z. f. Säugetierk* **40** (6) : 355-367.

BONIS L. de, BOUVRAIN G., KERAUDREN B. & MELENTIS J., 1973. — Premiers résultats des fouilles récentes en Grèce septentrionale (Macédoine). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **D 227** : 1431-1434.

BONIS L. de, BOUVRAIN G. & KOUFOS G., 1988. — Late Miocene mammal localities of the Lower Axios valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphic significance. *Modern Geology* **13** : 141-147.

BONIS L. de, BOUVRAIN G., GERAADS D. & KOUFOS G., 1992. — Diversity and Paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* **91** : 99-121.

DEPÉRET C., 1885. — Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Thèse. Paris : Masson éd., 1-274.

— 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoire de la Société Géologique de France, Paléontologie* **3** : 1-194.

FALCONER H. & CAUTLEY P.T., 1847. — Fauna Antiqua Sivalensis **8** : 69-71.

GAUDRY A., 1862-67. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. F. Savy éd. : 1-472.

— 1873. — Animaux fossiles du Mont Lubéron (Vaucluse), étude sur les Vertébrés. F. Savy éd., Paris : 1-180.

GERVAIS P., 1848-1852. — Zoologie et paléontologie française. Paris : A. Bertrand, 1-271.

GINSBURG L., 1988. — Contributions à l'étude du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). 4 : Les Artiodactyles Suidae. *Palaeovertebrata* Mém. ext. : 57-64.

GOLPE-POSSE J.M., 1978. — Presencia del genero *Microstonyx* Pilgrim 1926 en el Vallesiense superior de Terrassa (Barcelona, Cuenca del Vallès). *Bulletin de Informacion del Instituto de Paleontologia Sabadell* **10** : 28-33.

— 1979a. — Contribucion al estudio de la denticion maxilar de *Microstonyx antiquus* (Kaup, 1833). *Bulletin de Informacion del Instituto de Paleontologia Sabadell* **11** : 20-24.

— 1979b. — Sobre la posicion taxonomica de los Suidas gigantes del Vallesiense de Espana. *Paleont. Evol.*, **14** : 3-8.

— 1980. — Le genre *Microstonyx* en Espagne et ses relations avec les autres espèces du même genre hors d'Espagne. *Palaeovertebrata*, Mémoire Jubilaire R. Lavocat : 213-231.

HÜNERMANN K.A., 1968. — Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotherien Sanden (Unterpliozän) Rheinhessens (Südwestdeutschland). *Mémoire Suisse Paléontologie* **86** : 1-96.

HÜRZELER J., 1982. — Sur le Suidé de Monte Bamboli (prov. Grosseto, Italie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.* **295** : 697-701.

KAUP J.J., 1833. — Description d'ossements fossiles de mammifères, Darmstadt ; J.G. Meyer éd., **2**. 1-31.

KOSTOPOULOS D., (sous presse). — *Microstonyx major* (Suidae, Artiodactyla) from the late Miocene locality of «Nikiti-1», Macedonia, Greece : some remarks about the species. *Bulletin of the Geological Society of Greece.*

LYDEKKER R., 1877. — Notices of new and rare mammals from the Siwaliks. *Records of the Geological Survey of India* **10** : 76-83

— 1884. — Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. *Siwalik and Narbada Bunodont Suina*, ser. 10 **3** (2) : 35-104.

MADE J. VAN DER, 1990. — Paleobiogeography of *Hippopotamodon* and *Microstonyx* in relation to climate. IX RCMNS. Congress Barcelona, résumés : 223-224.

— 1991. — Sexual bimodality in some recent pig populations and application of the findings to the study of fossils. *Zeischrift für Säugetierkunde* **56** : 81-87.

MADE J. VAN DER & HAN D., 1994. — Suidea from the upper Miocene hominoid locality of Lufeng, Yunnan province, China. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie vanWetenschappen* **97** (1) : 27-82.

MADE J. VAN DER & HUSSAIN S.T., 1989. — «*Microstonyx*» *major* (Suidae, Artiodactyla) from the type area of the Nagri Formation, Siwalik group, Pakistan. *Estudios Geologi* **45** : 409-416.

MADE J. VAN DER, MONTOYA P. & ALCALA L., 1992. — *Microstonyx* (Suidae, Mammalia) from the upper Miocene of Spain. *Geobios* **25** (3) : 395-413.

MADE J. VAN DER & MOYA SOLA S., 1989. — European Suidae (Artiodactyla) from the late Miocene onwards. *Bull. Soc. Pal. h.* **28** (2-3) : 329-339.

OZANSOY F., 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoire de la Société Géologique de France* **102** : 1-92.

PAVLOWA M., 1913. — Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. 1ère p. : Artiodactyla, Perissodactyla. *Nouv. Mem. Soc. Imp. Natur. Moscou* **17** (3) : 1-67.

PEARSON H., 1928. — Chinese fossil Suidae. *Paleontologica Sinica* C 5 (5) : 1-75.

PICKFORD M., 1988. — Revision of the Miocene Suidae of the Indian subcontinent. *Münchner Geowissenschaft Abhandlung* (A) **12** : 1-92.

— 1993. — Old World Suoid Systematics, Phylogeny, Biogeography and Biostratigraphy. *Pal. i Evol.* **26-27** : 237—269.

PICKFORD M. & ERTÜRK C., 1979. — Suidae and Tayassuidae from Turkey. *Bulletin of the Geological Society Turkey* **22** (1) : 141-154.

PILGRIM G., 1925. — Presidential address to the geological section of the 12th Indian Science Congress. Proc. 12th Indian Sci. Congr. : 200-218.

— 1926. — The fossil Suidae of India. *Memoir of the Geological Survey India*, n. ser., **8** : 1-65.

ROTH J. & WAGNER A., 1854. — Die fossilen Knochen-Ueberreste von.Pikermi in Griechland. *Abhandlungen Bayerischen Akademie derWissenschaften* 2, **7** : 371-464.

SCHLOSSER M., 1903. — Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recent an Antilopen. *Abhandlungen Bayerischen Akademie derWissenschaften* II, **22** (1) : 1-221.

SCHMIDT-KITTLER N., 1971. — Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* **11** : 130-170.

SENYÜREK M., 1952. — A study of the Pontian fauna of Gökdere (Elmadagi), South-East of Ankara. *Belleten* **16** (64) : 449-492.

SIMIONESCU I., 1930. — Les vertébrés pliocènes de Malusteni (Roumanie). *Academia Romine Publi Fond. Vasile, Adamachi* **9** (49) : 1-60.

STEHLIN H., 1899-1900. — Ueber die Geschichte des Suiden-Gebisses. *Mémoires Suisses Paléontologie* **26** : 1-527.

THENIUS E., 1950. — *Postpotamochoerus* nov. subgen. *hyotherioides* aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Mathematishen Naturwissenschaft Kl* 1, **159** (1-5) : 25-36.

— 1972. — *Microstonyx antiquus* aus dem Alt. Pliozän Mittel-Europas. Zur Taxonomie und Evolution der Suidae (Mammalia). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **76** : 539-586.

TROFIMOV B.A., 1951. — Les Suidés fossiles du genre *Microstonyx. Trudy Paleontologischeskogo Instituta S.S.S.R.* **47** : 61-99 [en russe].

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 133-163

Les Cervidae (Artiodactyla) rusciniens (Pliocène) du Languedoc et du Roussillon (France)

par Wei DONG

Résumé. — L'étude du matériel de toutes les collections disponibles en provenance du Languedoc et du Roussillon confirme certaines déterminations classiques (« *Cervus* » *ruscinensis*, « *C.* » *pyrenaicus* du Roussillon et *Paracervulus australis* de Montpellier) et montre que trois espèces nouvelles devaient être définies : *Paracervulus christoli* sp. nov. de Montpellier, *P. perpinianensis* sp. nov. (l'ex-*P. australis* du Roussillon) et *Croizetoceros proramosus* sp. nov. du Roussillon. *Cervus cauvieri* de CHRISTOL est placé dans le genre *Cervavitus*. Toutes ces formes de petite taille (proches d'un muntjack) ou moyenne (proche d'un daim), portent des bois simples avec un maximum de trois pointes.

Mots-clés. — Cervidae, Pliocène, Languedoc, Roussillon, France.

Abstract. — The present study of all collections available from Languedoc and Roussillon has confirmed certain former determinations (« *Cervus* » *ruscinensis*, « *C* » *pyrenaicus* and *Paracervulus australis*) and showed that three new species should be defined : *Paracervulus christoli* sp. nov., *P. perpinianensis* sp. nov. (former *Paracervulus australis* from Roussillon) and *Croizetoceros proramosus* sp. nov. The *Cervus cauvieri* of de CHRISTOL is referred to the genus *Cervavitus* as *C. cauvieri*. Their body-size is small (similar to a muntjack) or medium (similar to a fallow deer) and their antlers are quite simple with a maximum of three tines.

Key-words.— Cervidae, Pliocene, Languedoc, Roussillon, France.

Wei DONG, *Institut de Paléontologie des Vertébrés et Paléoanthropologie, Academia Sinica, B.P. 643, 100044 Pékin, Chine*

INTRODUCTION

Le Pliocène des environs de Montpellier, (département de l'Hérault) est représenté selon MICHAUX (1969) par des dépôts marins, des dépôts continentaux et des remplissages karstiques. Les sables de Montpellier à *Gryphaea virleti* DESH. sont datés de l'Astien. Les dépôts continentaux, superposés aux sables marins, se répartissent en plusieurs unités, de l'Est vers l'Ouest : graviers et poudingues de la Mosson, Formation de Celleneuve, marnes du Palais de Justice et Formation de Vendargues. L'ensemble de ces dépôts constitue la « formation fluviatile supérieure ». Les Cervidae pliocènes des environs de Montpellier proviennent de la Formation de Celleneuve et des marnes du Palais de Justice. La faune de mammifères est rapportée à la MN 14 dans la biozonation de MEIN (1976, 1990).

Le Pliocène des environs de Perpignan, ou du Roussillon, selon PHILIPPE & BOURGAT (1985) est représenté par des assises inférieures de dépôts marins, suivies par des dépôts marins et continentaux interstratifiés et enfin par des assises supérieures fluvio-lacustres. Ces dernières se divisent, de bas en haut, en quatre assises : argiles brunes charbonneuses, sables siliceux gris,

marnes concrétionnées et argiles sableuses. L'ensemble de ces terrains recèle des restes de vertébrés, mais ce sont les marnes concrétionnées qui ont livré la riche faune du Serrat d'en Vacquer, y compris les Cervidae qui font l'objet de notre étude. La faune de mammifères est attribuée à la MN 15 de MEIN (1976, 1990).

L'étude des Cervidae pliocènes du Languedoc méditerranéen commence par les travaux de de CHRISTOL (1832) et ceux de M. de SERRES (1832), revus par GERVAIS (1859). L'étude des Cervidae pliocènes du Roussillon débute par les travaux de DEPÉRET (1885, 1890), suivi par ceux de VIRET (1961). Les résultats sont mentionnés par des auteurs successifs (MICHAUX 1969 ; HEINTZ 1970 ; MEIN 1976 ; GUÉRIN 1980). Mais il n'y avait pas eu jusqu'ici d'étude spéciale consacrée aux Cervidae du Pliocène du Languedoc et du Roussillon. Ce travail présente la révision de tous ces Cervidae. Le matériel concerné appartient aux collections des institutions suivantes : Faculté des Sciences de Montpellier (une trentaine de pièces numérotées provenant des sables et des marnes de Montpellier) ; Faculté des Sciences de Lyon (une centaine de pièces numérotées provenant de Montpellier et 63 pièces numérotées en provenance de Perpignan) ; Musée Guimet à Lyon (six pièces numérotées en provenance de Montpellier et 278 pièces numérotées en provenance de Perpignan), Muséum d'Histoire Naturelle de Perpignan (88 pièces numérotées en provenance de Perpignan).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille CERVIDAE Gray, 1821
Sous famille MUNTJACINAE Pocock, 1923

Genre **PARACERVULUS** Teilhard & Trassaert, 1937

DIAGNOSE. — Muntjacinae (Cervulinae) avec un seul andouiller accessoire placé très haut au-dessus de la meule, comme chez *Hippocamelus*. Merrain s'incurvant légèrement en arrière et en dedans. Pédicule se prolongeant par une crête sur le frontal (TEILHARD & TRASSAERT 1937).

Paracervulus australis de Serres, 1832
[pl. I (1-4)]

1832 – *Cervus australis* sp. nov., de SERRES p. 250 ;
1839 – *Capreolus australis*, de SERRES *et al.* p. 249-250 ;
1859 – *Cervus australis* de Serres, GERVAIS p. 149, pl. 7, Figs. 6-7 ;
1869 – *Capreolus australis* (de Serres), GERVAIS pl. 21, Figs. 4-7 ;
1890 – *Capreolus australis* (de Serres), DEPERET p. 125 ;
1961 – *Paracervulus australis* (de Serres), VIRET p. 1012, Fig. 114.

DIAGNOSES ANTÉRIEURES. — Ni de SERRES, ni GERVAIS n'ont donné pour cette espèce des précisions anatomiques qui pourraient être utilisées comme diagnose.

DIAGNOSE. — Bois d'adulte à deux pointes, fourchu à une certaine distance de la base et orné de sillons profonds, la pointe terminale est environ deux fois plus longue que la première. L'aplatissement se manifeste

sur la région de la bifurcation, dans le plan où se trouvent les deux pointes et le segment basilaire. Le merrain est courbe, contrairement à celui du *P. perpinianensis* qui est droit. Les prémolaires supérieures et inférieures présentent une certaine molarisation, mais peu accentuée. Le sillon labial de P/4 est profond.

HOLOTYPE. — Bois figuré par GERVAIS (1859, pl. 7, Fig. 1).

LOCUS TYPICUS. — Marne argileuse de Saint-Martin-de-Pruney, près de Montpellier.

MATÉRIEL. — Bois 36 pièces, dentures 49 pièces, os des membres 53 pièces (coll. Fac. Sci. Lyon, coll. Mus. Guimet à Lyon, coll. Fac. Sci. Montpellier).

DESCRIPTION

Bois

Pédicule : la longueur varie de 15,6 à 33,2 mm, et le diamètre antéro-postérieur varie de 10 à 28,5 mm. La section est principalement ovale.

Meule : le diamètre antéro-postérieur varie de 22,2 à 39,82 mm. La section est ovale. Son ornementation consiste principalement en perlures chez les adultes, plus discrètes chez les jeunes.

Premier segment ou segment basilaire du merrain : sa longueur varie de 54 à 120 mm. Sa section est variable, circulaire, ovale, losangée ou triangulaire selon le niveau au merrain. Son ornementation est faite de sillons profonds ou peu profonds selon l'individu et l'âge. Il existe un certain aplatissement à la bifurcation.

Première pointe ou andouiller basilaire : sa longueur varie de 30 à 73 mm. La section est circulaire, ovale ou triangulaire. Son ornementation est formée de sillons réguliers, de moins en moins forts vers l'extrémité distale. L'aplatissement n'est pas évident.

Deuxième pointe ou pointe terminale : sa longueur varie de 50 à 149,7 mm. Sa section est circulaire, ovale ou triangulaire. Ornementation et aplatissement sont comme sur la première pointe.

Angle de bifurcation : l'angle entre les deux pointes varie de 20° à 65°.

Tubercule accessoire : néant.

Dents définitives

P^2 (dimensions en mm sur une seule dent : 8×7, $2 \times 4{,}2$) sur la face labiale, le pilier du paracône prédomine, cependant celui du métacône est faible. Sur la face linguale, protocône et métaconule sont également saillants mais pas très forts. Le sillon lingual est présent mais peu profond.

P^3 (dimensions moyennes en mm sur trois dents : $8{,}13 \times 9{,}47 \times 5{,}41$), le pilier du paracône prédomine sur la face labiale. Le protocône et le métaconule sont forts sur la face linguale. Le sillon lingual est bien marqué.

P^4 (dimensions moyennes en mm sur deux dents : $9{,}75 \times 9{,}63 \times 4{,}45$), le pilier du paracône prédomine sur la face labiale, tandis que le protocône prédomine sur la face linguale. Le sillon lingual est absent.

Les molaires supérieures (dimensions moyennes en mm sur trois M^1 : $10{,}03 \times 10{,}92 \times 4{,}62$; celles sur quatre M^2 : $11{,}04 \times 12{,}76 \times 5{,}09$; celles sur une M^3 : $10 \times 11{,}74 \times 5{,}1$) sont formées de quatre tubercules principaux. Quant aux éléments accessoires, le cingulum antérieur est présent sur trois dents, mais pas saillant. Le cingulum postérieur diminue de M^1 à M^3 de même que

TABLEAU 1. — Mensurations (en mm) des dents jugales inférieures de *Paracervulus australis*.

	N	MIN	MAX	MOY	ECT	COEF.-V
P/2 Longueur	14	6,58	9,86	8,3	0,832	10,02
P/2 Largeur	14	4,3	5,6	4,77	0,366	7,66
P/2 Hauteur	11	4,15	6,6	5,19	0,761	14,66
P/3 Longueur	20	9	11,95	10,29	0,704	6,84
P/3 Largeur	21	5,35	6,9	6,26	0,411	6,56
P/3 Hauteur	19	4,1	8,1	6,36	1,073	16,87
P/4 Longueur	25	9,3	12,2	10,6	0,731	6,89
P/4 Largeur	25	5,95	8,1	6,99	0,545	7,79
P/4 Hauteur	24	4,6	8,6	6,79	0,973	14,34
M/1 Longueur	31	11,05	13,74	12,23	0,569	4,65
M/1 Largeur	31	6,65	9,3	8,35	0,544	6,51
M/1 Hauteur	30	4	8,9	6,78	1,217	17,95
M/2 Longueur	30	12	14	12,88	0,556	4,32
M/2 Largeur	30	7,5	10,1	9,08	0,638	7,03
M/2 Hauteur	30	4,82	10	7,59	1,27	16,74
M/3 Longueur	24	15,68	19,95	17,11	1,091	6,37
M/3 Largeur	24	7,8	9,95	8,94	0,446	4,99
M/3 Hauteur	24	5	10,75	7,86	1,492	18,98
Long. P/2-M/3	9	66,4	74,3	69,77	2,323	3,33

l'entostyle a la même tendance. Le pli protoconal qui est présent sur les deux premières dents, est absent sur la dernière. Le pli métaconulaire et l'éperon sont plus marqués de M^1 à M^3.

Les mensurations des dents jugales inférieures sont présentées dans le tableau 1.

Sur la P_2, le conide antéro-lingual (paraconide) n'est pas individualisé, la vallée 1 manque. Le sillon labial est faible.

Sur la P_3, le conide antéro-lingual est bien individualisé, la vallée 1 est donc présente et ouverte. La vallée 2-4 est aussi ouverte. Le sillon labial est saillant.

Sur la P_4, le conide médio-lingual s'allonge antéro-postérieurement et tend à fermer la vallée 2. Le conide postéro-lingual se réoriente et tend à fermer la vallée 4. Le sillon labial est profond.

Les molaires inférieures sont de type classique. Pour les éléments accessoires, le cingulum antérieur est présent sur les trois molaires avec une grande fréquence, mais il est de moins en moins saillant de M_1 à M_3. Le cingulum postérieur est quasiment absent. L'ectostylide est présent sur les trois molaires, mais de moins en moins saillant de M_1 à M_3. Le pli *Palaeomeryx* est observé mais très faible sur les trois molaires, de moins en moins fréquent de M_1 à M_3.

Dents lactéales

Les dents de lait supérieures sont inconnues.

Les mensurations des dents lactéales inférieures sont présentées dans le tableau 2.

Les dents de lait inférieures sont de type classique. La D_2 et la D_3 ne sont pas molarisées, surtout la D_2 qui reste petite et simple. Par contre, la D_4 est parfaitement molarisée, le « talonide »

TABLEAU 2. — Mensurations (en mm) des dents lactéales inférieures de *Paracervulus australis*.

	N	MIN	MAX	MOY
D/2 Longueur	1	7,66	7,66	7,66
D/2 Largeur	2	3,4	4,06	3,73
D/2 Hauteur	1	3,6	3,6	3,6
D/3 Longueur	2	10,3	10,9	10,6
D/3 Largeur	2	5	5,8	5,4
D/3 Hauteur	2	4,2	4,46	4,33
D/4 Longueur	5	1,4	15,9	14,87
D/4 Largeur	5	6,1	7,7	6,96
D/4 Hauteur	5	4,3	6,86	5,8
Long D/2-4	1	32,19	32,19	32,19

est fortement développé constituant un troisième lobe dont la taille dépasse celle des deux lobes précédents.

Os des membres

La morphologie des spécimens des os des membres des Cervidae de Montpellier ne présente aucune particularité anatomique remarquable et propre à l'espèce. Le matériel disponible se divise en deux ensembles, l'un de taille moyenne et l'autre de petite taille. Selon la proportion du matériel et les rapports des dimensions, il paraît préférable d'attribuer les os de taille moyenne à *Paracervulus australis*, bien qu'ils puissent inclure quelques spécimens appartenant à *Cervavitus cauvieri*. Mais on peut écarter *Paracervulus christoli* car ce dernier est de petite taille et correspond au deuxième ensemble. On remarque que les os des membres de *P. australis* (et peut-être ceux de *Cervavitus cauvieri*) sont moins longs et moins gros que ceux du Roussillon, la plupart des longueurs et diamètres des os de Montpellier sont inférieurs à ceux du Roussillon. La différence entre les dimensions des os des membres de ces deux localités est évidente, surtout pour métacarpien et métatarsien. D'autre part, les dimensions des os des membres de *P. australis* sont supérieures à celles de *P. christoli*.

Rapports et différences

Les bois de *Paracervulus australis* rappellent ceux de *Paracervulus perpinianensis*. En particulier les bois 40 397 de *P. australis*, et Pp 154 de *P. perpinianensis*, qui y ressemblent par le segment du merrain qui est aplati, et orné de sillons profonds. Les bois de *P. australis* sont cependant plus allongés tant en ce qui concerne le segment du merrain que les pointes. Les bois de *P. australis* se rapprochent aussi de ceux de *Paracervulus bidens* (TEILHARD *et al.* 1937) du nord de la Chine par la taille et par la forme, mais la première pointe de *P. bidens* est beaucoup plus courte que la seconde.

Les dents de *P. australis* rappellent celles de *Cervavitus cauvieri*. Mais sur les molaires supérieures de ce dernier, l'éperon est plus fréquent. Sur les prémolaires inférieures, la présence de sillon labial est quasiment nulle chez *C. cauvieri*. Pour les dimensions, *C. cauvieri* est légè-

rement supérieur à *P. australis*. Les dents de *P. australis* rappellent aussi celles de *Paracervulus brevis* de Shan Xi (Shan Si), au nord de la Chine (TEILHARD *et al.* 1937). Leurs différences se manifestent par l'importance du pli protoconal et la fréquence très faible de l'éperon sur les molaires supérieures de *P. brevis*. Sur les dents inférieures, le sillon labial des prémolaires est plus profond chez *P. australis* que chez *P. brevis*.

Détermination

L'attribution du matériel à *Paracervulus australis* s'est avérée relativement aisée, le matériel était autrefois rapporté à *Cervus capreolus* ou à *Cervus* (*capreolus*). Après l'attribution des bois à deux pointes, jadis rapportée à *Paracervulus perpinianensis*, du Roussillon, à *Cervus australis* par DEPÉRET, TEILHARD *et al.* (1937) ont signalé que les bois du Roussillon appartenaient à *Paracervulus* gen. nov. Puis les bois de Montpellier ont été placés avec le bois du Roussillon dans *Paracervulus* (VIRET 1961). Malgré les différences, surtout dentaires, entre *P. perpinianensis* et *P. australis*, les bois de Montpellier présentent les caractères de *Paracervulus* et doivent être rapportés à ce genre.

Paracervulus christoli sp. nov.
[pl. 1 (5-6)]

DIAGNOSE. — Cervidae de taille très petite, comme *Elaphodus cephalophus*. Bois à deux pointes et petit comme *Muntiacus muntjak*, mais la première pointe s'insère au milieu du merrain. Sur P_4 la molarisation est sensible mais peu accentuée.

HOLOTYPE. — Bois numéroté UM 4052 de la collection de la Faculté de Montpellier (pl. 1, fig. 5).

LOCUS TYPICUS. — Pliocène des environs de Montpellier.

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Jules de CHRISTOL, pionnier des études sur les Cervidae du Languedoc.

AUTRE MATÉRIEL. — Bois trois pièces, dentures 17 pièces, os des membres quatre pièces (coll. Fac. Sci. Lyon, coll. Fac. Sci. Montpellier).

DESCRIPTION

Bois

Le type est un bois de chute d'adulte et à deux pointes. Sur la surface de chute, le diamètre maximal atteint 12,3 mm. La section du pédicule est ovale comme celle de la meule. La meule est formée par des perlures régulières, son diamètre maximal est d'environ 23 mm. Le premier segment (ou segment basilaire) du merrain est long de 50 mm. Sa section près de la meule est ovale. Elle se transforme en losange au milieu du segment, puis en deux triangles opposés au niveau de la bifurcation. La première pointe est relativement petite, son diamètre maximal à la base est de 9 mm. Sa longueur est de 15 à 25 mm (la partie terminale est brisée), sa section est triangulaire. La deuxième pointe, ou pointe terminale, est deux fois plus grande que la première. Son diamètre maximal à la base est de 16 mm, sa longueur est d'environ 25 à 45 mm (la partie distale est brisée). Sa section est triangulaire. L'angle entre les deux pointes atteint 30° et l'angle entre la pointe terminale et le segment du merrain, mesuré au bord postérieur du merrain, est de 180°. L'ornementation est faite de sillons irréguliers et de quelques crêtes très saillantes. L'aplatissement se manifeste un peu dans la région de la bifurcation.

Un autre bois (40774, coll. Fac. Sci. Lyon), est aussi à deux pointes et de même taille que le spécimen-type, mais l'angle de bifurcation des pointes est plus large (45°). Les deux autres bois sont dépourvus de pointe basilaire (individus jeunes), et avec des sillons plus profonds et des crêtes plus importantes.

Dents définitives

Les dents supérieures sont inconnues. Les mensurations des dents jugales inférieures sont présentées dans le tableau 3.

P_2 : le conide antéro-lingual (paraconide) n'est pas individualisé. Le «pli *Palaeomeryx*» est saillant. La vallée 1 est faible, les vallées 2-4 sont bien marquées. Le sillon labial est très faible.

P_3 : le conide antéro-lingual est bien individualisé. Le «pli *Palaeomeryx*» est saillant. Les vallées 1-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est saillant.

P_4 : le conide antéro-lingual est saillant. Le «pli *Palaeomeryx*» est présent. La vallée 1 est présente et ouverte. La vallée 2 est très large et a une tendance à la fermeture par l'allongement du conide médio-lingual. La vallée 3-4 est bien ouverte. Le sillon labial est toujours profond.

Les molaires inférieures sont de type classique. En dehors de quatre tubercules principaux, un petit cingulum est présent au pied antéro-labial du protoconide. L'ectostylide est toujours présent, mais le pli *Palaeomeryx* manque totalement.

TABLEAU 3. — Mensurations (en mm) des dents jugales inférieures de *Paracervulus christoli*.

	N	MIN	MAX	MOY.	ECT.	COEF.-V
P/2 Longueur	3	6,6	7,6	7,15	0,415	5,8
P/2 Largeur	3	3,64	4,2	3,88	0,236	6,07
P/2 Hauteur	3	3,8	3,94	3,88	0,059	1,52
P/3 Longueur	5	7,8	8,7	8,22	0,352	4,28
P/3 Largeur	5	4,26	5,8	4,82	0,527	10,94
P/3 Hauteur	5	3,54	5,2	4,31	0,529	12,27
P/4 Longueur	8	7,4	9,25	8,36	0,584	6,98
P/4 Largeur	8	5	5,56	5,35	0,173	3,23
P/4 Hauteur	8	4,4	5,9	5,16	0,497	9,63
M/1 Longueur	7	8,6	10,4	9,65	0,54	5,6
M/1 Largeur	7	6,44	7,36	6,71	0,295	4,4
M/1 Hauteur	7	4,2	6,3	5,19	0,764	14,74
M/2 Longueur	9	9,5	11,6	10,87	0,585	5,38
M/2 Largeur	9	7,02	8,3	7,64	0,373	4,88
M/2 Hauteur	9	4,4	7,3	5,94	0,92	15,48
M/3 Longueur	8	12,92	15,76	14,11	0,891	6,31
M/3 Largeur	9	6,9	8,4	7,54	0,505	6,7
M/3 Hauteur	9	4,4	7,66	6,17	1,108	17,96
Long. P/2-M/3	3	54,4	59,56	56,42	2,251	3,99

Rapports et différences

Les bois de *Paracervulus christoli* se distinguent des autres bois des sables de Montpellier par leur très faible taille qui approche celle des bois du *Muntiacus muntjak* actuel. La différence entre les bois de ces deux espèces réside dans la position de la bifurcation et la courbure du merrain. Les bois de *P. christoli* bifurquent à peu près au milieu du merrain, les deux pointes sont quasiment droites. Les bois de *Muntiacus muntjak* bifurquent juste au-dessus de la meule, les deux pointes sont courbes. Les bois de *P. christoli*, surtout les bois jeunes, rappellent ceux de *Paracervulus brevis*. La seule différence est dans la taille un peu plus grande de ce dernier.

Les dents de *P. christoli* se distinguent facilement de celles de *P. australis* (Figs. 1, 2) et de *Cervavitus cauvieri* des mêmes gisements par leur très faible taille. Les dimensions dentaires de *P. christoli* sont très proches de celles d'*Elaphodus cephalophus* et du chevreuil européen. Mais les P_4 d'*E. cephalophus* et *Capreolus capreolus* d'Europe sont bien molarisées, le conide médio-lingual s'allonge mésio-distalement et ferme la vallée 2, le sillon lingual est profond et le pli *Palaeomeryx* disparaît si bien que la dent paraît bilobaire; ce n'est pas le cas chez *P. christoli*. Les dimensions des dents de *C. capreolus* d'Extrême-Orient sont plus grandes que celles de *P. christoli*, la différence est nette.

Détermination

Les bois et les dents décrits ci-dessus se distinguent facilement de ceux des autres Cervidae. Ils n'avaient pas été décrits jusqu'à aujourd'hui, il est donc nécessaire de créer un nom nouveau pour les distinguer. CHRISTOL a signalé cependant dans des marnes pliocènes des environs de Montpellier, un cerf de taille plus petite que *C. cauvieri* qu'il nomme *Cervas tolzani*. Il est

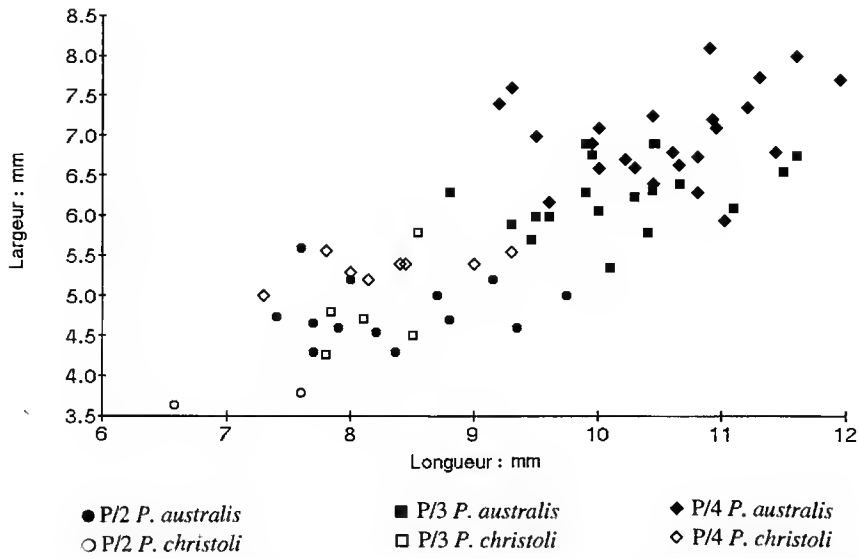


FIG. 1. — Comparaison des longueurs et largeurs des prémolaires entre *Paracervulus australis* et *P. christoli*.

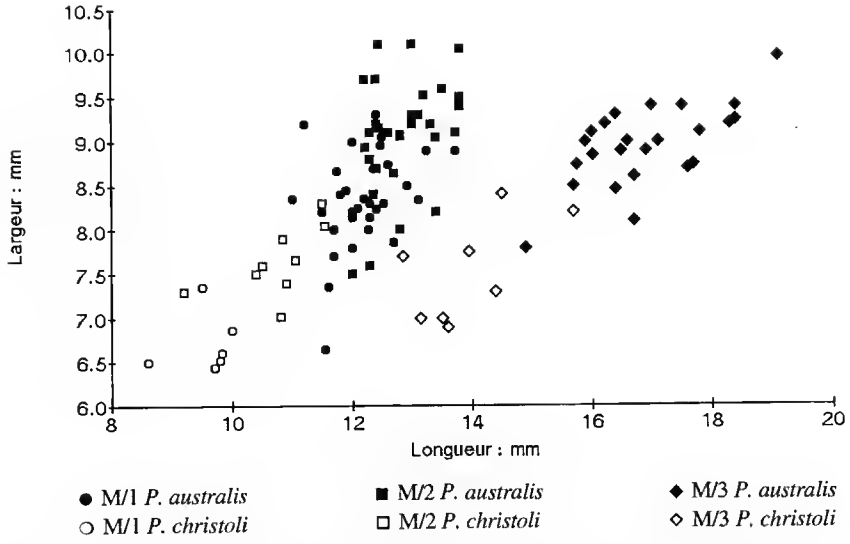


FIG. 2. — Comparaison des longueurs et largeurs des molaires entre *Paracervulus australis* et *P. christoli*.

possible, mais non certain, qu'il s'agisse de l'animal que nous venons de décrire. Dans le doute, nous lui donnerons un nom différent et nous le dédierons à CHRISTOL. Les bois étant nettement de type *Paracervulus*, nous le rapportons à ce genre.

Paracervulus perpinianensis sp. nov.
[pl. 2 (6 – 8)]

1885 – *Cervus (Diocerus) australis*, DEPÉRET : 196, pl. 3, Figs 3-7 ;
1890 – *Cervus (Capreolus) australis* de Serres, DEPÉRET : 103-107, pl. VIII, Figs 4, 7 à 13 ;
1890 – *Capreolus australis* de Serres, DEPÉRET : 125, pl. VIII, Fig. 4 ;
1937 – *Paracervulus australis* de Serres, TEILHARD & TRASSAERT : 54-55.

DIAGNOSE. — Cervidé de la taille d'un chevreuil. Bois à deux pointes : le premier andouiller émerge à environ un tiers de la longueur du bois, au-dessus de la meule. Angle de bifurcation faible. Premier segment du merrain faiblement aplati, sa section est ovale en huit. Premier andouiller court (moins de la moitié de la longueur du deuxième andouiller). L'ornementation de la meule est constituée de perlures irrégulières. La denture est caractérisée par la présence d'un sillon labial profond et une ouverture nette de la vallée 2 sur P_4.

HOLOTYPE. — Un bois de chute numéroté Pp 154 conservé dans les collections du Musée Guimet de Lyon figuré par DEPÉRET (1890, pl. VIII, Fig. 4) et [pl. 2 (6)].

LOCUS TYPICUS. — Briqueterie de la Route d'Espagne, près de Villemolaque, Pyrénées orientales, MN 15.

DERIVATIO NOMINIS. — De Perpignan, la capitale du Roussillon, d'où provient le spécimen-type.

AUTRE MATÉRIEL. — Bois : Pp155 (coll. Mus. Guimet à Lyon) ; dentures : Pp114 (quatre pièces, coll. Mus. Guimet), Pp122-124 (cinq pièces, coll. Mus. Guimet), n°41040, 41074-5, 41123-5 (six pièces, coll. Fac. Sci. Lyon).

DESCRIPTION

Bois

Sur le type, la meule a un diamètre antéro-postérieur de 41,2 mm, une section ovale et une ornementation constituée de perlures irrégulières. Le premier segment du merrain est droit, sa longueur est de 74,2 mm. Sa section est ovale, en huit vers le haut. Son diamètre maximal atteint 44 mm. Son ornementation présente des cannelures profondes régulières, de plus en plus fortes vers le bas. Le premier andouiller, simple et un peu courbe, émerge à environ un tiers du bas du bois, il forme avec le deuxième andouiller un angle de 42°. Sa longueur est faible, 36 mm seulement. Sa section est ovale en bas, circulaire vers le haut. Son ornementation est beaucoup plus simple que celle du premier segment, elle est constituée de sillons réguliers. Le deuxième andouiller est plus ou moins droit, beaucoup plus long que le premier (134 mm de longueur). On peut le considérer comme le prolongement du premier segment du merrain. Sa section est ovale vers le bas, circulaire vers le haut, avec un diamètre maximal de 23 mm. Son ornementation est constituée de sillons plus forts que sur le premier andouiller, mais moins forts que sur le premier segment du merrain. Sa taille, son ornementation et sa forme suggèrent qu'il s'agit d'un bois d'âge adulte. Un autre bois numéroté Pp 155 est très semblable au type mais de dimensions un peu plus faibles.

Dents définitives

Les mensurations sont présentées dans le tableau 4.

La P^2 est unilobée. Sur la face labiale, le pilier du paracône prédomine, celui du métacône est faible. Sur la face linguale, le protocône et le métaconule sont presque fusionnés. Le sillon lingual manque.

La P^3 et la P^4 ont la même morphologie que celle de la P^2, leur différence réside dans leurs dimensions.

Les molaires supérieures sont formées de quatre tubercules principaux, avec en plus un cingulum antérieur, très fréquent mais peu saillant. La présence de l'entostyle augmente de M^3 à M^1, le pli protoconal est de plus en plus développé de M^1 vers M^3. Enfin, l'éperon est de plus en plus développé de M^1 vers M^3. On observe donc une complication croissante de M^1 vers M^3.

P_2 : le conide antéro-lingual (paraconide) n'est pas individualisé. Le « pli *Palaeomeryx* » ou aile postérieure du protoconide, crête qui relie sur les prémolaires inférieures ce dernier à l'hypoconulide est bien individualisé. La vallée 1 manque, les vallées 2-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est absent.

P_3 : le conide antéro-lingual est bien individualisé. Le « pli *Palaeomeryx* » est présent et saillant. Les vallées 1-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est présent mais peu marqué.

P_4 : le conide antéro-lingual est bien individualisé. Le « pli *Palaeomeryx* » est net et bien formé. Les vallées 1-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est toujours très profond. Les molaires inférieures sont de type classique. En dehors de quatre tubercules (la M_3 plus un talonide), un

TABLEAU 4. — Mensurations (en mm) des dents jugales de *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. ; Comparaison avec celles (en moyenne) de *P. australis*.

	N	MIN	MAX	MOY	ECT	*P. australis*
P2/ Longueur	8	9,35	10,9	10,28	0,51	8
P2/ Largeur	8	9,35	15,1	10,97	1,72	7,2
P2/ Hauteur	8	5,6	9	7,38	1,26	4,2
P3/ Longueur	9	9	11,7	10,05	0,74	8,13
P3/ Largeur	9	11,1	14	12,02	0,9	9,47
P3/ Hauteur	9	6	11,55	8,85	1,79	5,41
P4/ Longueur	9	8,6	9,8	9,21	0,43	9,75
P4/ Largeur	9	10,45	14,25	12,34	1,1	9,63
P4/ Hauteur	9	7	11,5	8,35	1,58	4,45
M1/ Longueur	8	11,95	15,35	13,81	1,19	10,03
M1/ Largeur	8	13,1	17,75	15,7	1,75	10,92
M1/ Hauteur	8	5	7	6,34	0,61	4,62
M2/ Longueur	8	12	15,7	14,41	1,11	11,04
M2/ Largeur	8	15,3	18,7	17,36	1,05	12,76
M2/ Hauteur	8	6,8	9,7	8,39	0,86	5,09
M3/ Longueur	6	14	15,7	14,88	0,51	10
M3/ Largeur	6	16,2	18,9	16,93	0,92	11,74
M3/ Hauteur	6	8,7	12,8	10,3	1,45	5,1
Long. P2/M3/	1	69,3	69,3	69,3	0	52,6
P/2 Longueur	1	7,85	7,85	7,85	0	8,3
P/2 Largeur	1	5	5	5	0	4,7
P/2 Hauteur	1	4,1	4,1	4,1	0	5,9
P/3 Longueur	3	9,9	11	10,6	0,5	10,29
P/3 Largeur	3	5	7,8	6,51	1,15	6,26
P/3 Hauteur	3	4,46	6,7	5,35	0,97	6,36
P/4 Longueur	7	10,3	11,95	11,14	0,54	10,6
P/4 Largeur	7	6,7	8,05	7,5	0,47	6,99
P/4 Hauteur	7	4,4	8,5	6,69	1,19	6,79
M/1 Longueur	4	10,05	13,1	12,04	1,18	12,23
M/1 Largeur	4	8	9,3	8,58	0,47	8,35
M/1 Hauteur	4	5,96	6,3	6,07	0,14	6,78
M/2 Longueur	5	13,6	14,5	14,07	0,35	12,88
M/2 Largeur	5	9,9	10,6	10,32	0,26	9,08
M/2 Hauteur	5	5,5	7,6	6,8	0,75	7,59
M/3 Longueur	2	17,1	19	18,05	0,95	17,11
M/3 Largeur	2	9,9	9,9	9,9	0	8,94
M/3 Hauteur	3	8	9,46	8,55	0,65	7,86
Long. P/2-M/3	2	71,3	75,3	73,3	2	69,77

petit cingulum est présent au pied antéro-labial du protoconide. L'ectostylide est toujours présent, mais le « pli *Palaeomeryx* » manque totalement.

Rapports et différences

Les bois de *Paracervulus perpinianensis* sont à deux pointes, ce qui les distingue de ceux de « *Cervus* » *pyrenaicus* découverts dans le même site. Par rapport aux bois à deux pointes des sables de Montpellier, les bois du Roussillon se développent plutôt dans un plan plat et ceux de Montpellier dans un plan courbe. D'autre part, les andouillers des bois du Roussillon sont droits. Le segment du merrain peut être considéré comme formé de deux cylindres comme si les racines des andouillers étaient fusionnées au milieu. Ensuite, les andouillers de Montpellier sont courbes, le segment du merrain se présente plutôt comme un cylindre plus ou moins aplati.

Ainsi que l'ont signalé TEILHARD *et al.* (1937), les bois du Roussillon sont proches de ceux de *Paracervulus* de Shanxi, au nord de la Chine. Cependant, ces derniers sont morphologiquement plus proches de ceux de Montpellier avec des andouillers courbes et des segments basilaires du merrain plus longs.

Les dents de *P. perpinianensis* se distinguent de celles de *P. australis* par leur taille (tableau 4). Les dents de *P. perpinianensis* se rapprochent, du point de vue des dimensions, de celles de « *Cervus* » *pyrenaicus* décrites plus haut. La différence entre les dents de ces deux espèces se manifeste par une morphologie relativement plus compliquée et une plus forte molarisation de P_4 chez « *C.* » *pyrenaicus*.

Détermination

Dans son mémoire sur « Les animaux pliocènes du Roussillon », DEPÉRET (1890) a attribué un bois à deux pointes du Roussillon (Pp154 de la collection du Musée Guimet) à *Capreolus australis*. Plus tard, TEILHARD *et al.* (1937) ont indiqué que ce bois appartenait à un *Paracervulus*. Cette opinion est acceptée par VIRET (1954). Le bois du Roussillon est depuis attribué à *P. australis* de Montpellier. Après l'étude des bois du Roussillon présentée plus haut, nous considérons qu'ils ont des caractéristiques typiques du *Paracervulus*, et nous les attribuons donc à ce genre. D'autre part, ils sont plus larges, plus aplatis que ceux de Montpellier et, si l'on se réfère à la différence des dents entre ces deux localités, il est préférable de séparer le matériel du Roussillon de celui de *P. australis* de Montpellier et de le rapporter à une autre espèce. Nous proposons donc de rapporter ce matériel du Roussillon à une nouvelle espèce : *Paracervulus perpinianensis* sp. nov.

Sous-Famille PLIOCERVINAE Khomenko, 1913
Genre **CERVAVITUS** Khomenko, 1913

DIAGNOSE. — Crâne au bord orbitaire peu saillant, à fosse préorbitaire profonde. Pédicules des bois écartés, longs et relativement grêles. Pas d'andouiller basilaire, mais une première bifurcation qui s'amorce juste au-dessus de la rose. La branche postérieure s'allonge en un merrain rectiligne qui bifurque à son tour à une distance petite ou grande selon l'espèce. Canine supérieure développée comme chez les muntjacs. Molaires supérieures larges et courtes, à cachet primitif. Holométacarpiens (VIRET 1961).

REMARQUE. — KHOMENKO (1913) a nommé trois genres et trois espèces de *Cervidae* trouvées à Taraklia (Moldavie, Russie) : *Cervavitus tarakliensis*, *Cervocerus novorossiae* et *Damacerus bessarabiae*. Leurs différences morphologiques ne sont cependant ni assez importantes, ni assez significatives pour pouvoir les attribuer à trois

genres distincts, ils sont considérés comme synonymes par VISLOBOKOVA (1990 ; 1992 & communication personnelle), qui ne retient qu'un seul genre *Cervavitus*. Nous partageons entièrement ce point de vue.

Cervavitus cauvieri de Christol, 1832
[pl. 1 (7-9)]

1832 – *Cervus cauvieri* de Christol, de CHRISTOL, p. 19 ;
1859 – *Cervus cauvieri* de Christol, P. GERVAIS, p. 149 ;
1869 – *Cervus cauvieri* de Christol, P. GERVAIS, p. 149-150.

DIAGNOSES ANTÉRIEURES. — Bois à trois pointes comme chez le chevreuil, subaplati et cannelé longitudinalement (GERVAIS 1859).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Cervidae de la taille d'un daim ou un peu plus petit, portant un bois à trois pointes. Celui-ci s'aplatit progressivement du bas vers le haut et montre une tendance à prendre une forme palmée à partir de la première bifurcation. L'ornementation est constituée de sillons. La denture est caractérisée par une très faible molarisation des prémolaires supérieures et inférieures. Les faces labiale et linguale des prémolaires supérieures sont dominées par un seul cône, le sillon lingual est absent. Les prémolaires sont unilobées. Toutes les vallées sont bien ouvertes, le sillon labial est absent sur les prémolaires inférieures. Un éperon est développé sur toute les molaires supérieures.

LECTOTYPE. — Bois n° UM055, Fac. des Sciences de Montpellier. [pl. 1 (7)].

LOCUS TYPICUS. — Marnes superposées aux sables marins pliocènes des environs de Montpellier (MN 14).

MATÉRIEL. — Deux fragments d'un même bois (UM4083, UM4063), un fragment de maxillaire portant P^3-M^3 (UM4099, dimensions : P^3 10,35 × 11,2 × 8,45 ; P^4 8,3 × 11 × 8,1 ; M^1 12,2 × 12,6 × 7 ; M^2 13,25 × 14,3 × 8,2 ; M^3 13,25 × 14,7 × 8,9), une mandibule gauche portant P_2-M_1 (UM4055, dimension : P_2 8,1 × 4,6 × 5,3 ; P_3 10,6 × 5,9 × 6,8 ; P_4 10,8 × 6,7 × 6,2 ; M_1 12,4 × 8,6 × 7,7). Tous sont conservés à l'Université de Montpellier.

DESCRIPTION

Bois

L'unique bois conservé est à trois pointes, le pédicule et la meule sont brisés à environ la moitié du premier segment du merrain. Le diamètre antéro-postérieur du premier segment du merrain mesuré à l'extrême est d'environ 15 mm, le diamètre transversal du premier segment du merrain atteint environ 23 mm. La section du segment est subtriangulaire. Le deuxième segment du merrain est caractérisé par un fort aplatissement, il s'incline vers le haut et a tendance à prendre une forme palmée vers le haut. Le diamètre antéro-postérieur maximal est de 13,5 mm. Le diamètre transversal atteint 28,5 mm. La section est triangulaire. Les trois pointes sont brisées et il ne reste que leurs bases rattachées au merrain. Elle sont peu aplaties. L'ornementation est constituée de sillons longitudinaux réguliers, de plus en plus forts vers le bas. D'après le degré d'aplatissement et le développement de son ornementation, ce bois peut être défini comme adulte.

Dents définitives

P^2 : aucune P^2 n'est actuellement connue.

P^3 : le pilier du cône antéro-labial prédomine, les piliers des cônes postéro-labial et antéro-lingual sont faibles. Le pilier du cône postéro-lingual est dominant. Le pli médian est plaqué contre la muraille labiale du cône postéro-lingual. Le sillon lingual est très faiblement marqué.

P^4 : le pilier du cône antéro-labial est dominant. Le pilier du cône postéro-labial manque. Le pilier du cône antéro-lingual est dominant. Le pilier du cône postéro-lingual n'est pas saillant.

Le pli médian est plus développé que sur la P^3. Le sillon lingual est, comme sur la P^3, très faiblement marqué.

Les molaires supérieures sont de type classique, formées de quatre tubercules principaux. Pour les éléments accessoires, les cingulums antérieur et postérieur sont présents mais faibles. Un entostyle est présent, mais très faible sur la M^1, saillant sur M^2 et manque sur M^3. Le pli protoconal est faible sur M^1 et M^3, manque sur M^2. Le pli métaconulaire manque sur M^1 et M^2, mais fort sur M^3. L'éperon est saillant sur les trois molaires.

P_2 : le conide antéro-lingual n'est pas individualisé. Le « pli *Palaeomeryx* » est bien marqué. La vallée 1 manque, les vallées 2-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est absent.

P_3 : le conide antéro-lingual est bien individualisé. Le « pli *Palaeomeryx* » est bien développé. Les vallées 1-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial manque.

P_4 : le conide antéro-lingual est saillant. Le « pli *Palaeomeryx* » est bien individualisé. Les vallées 1-4 sont bien ouvertes. Le sillon labial est absent.

M_1 : le cingulum antérieur est saillant, le cingulum postérieur est présent mais non saillant. Le « pli *Palaeomeryx* » est très faible. L'ectostylide est saillant.

La M_2 et M_3 sont brisées sur la mandibule.

Rapports et différences

Le bois de *Cervavitus cauvieri* de Montpellier est proche de ceux de « *Cervus* » *pyrenaicus* du Roussillon et de « *Cervus* » *cusanus* d'Auvergne si l'on s'en tient au nombre de pointes et à l'aplatissement. Mais les bois de « *C.* » *pyrenaicus* sont plus longs, plus minces, et les bois de « *C.* » *cusanus* se développent sur un plan quasiment plat. Si l'on compare ce bois à trois pointes, à ceux de *Capreolus capreolus*, on observe que ces derniers ont des sections du merrain quasiment circulaires, ne montrant pas d'aplatissement et ont une ornementation constituée de perlures. Les bois de *Dama dama* sont aplatis et palmés vers le haut comme ceux de *C. cauvieri* mais s'en distinguent par une ramification plus importante. Les bois de *Cervavitus novorossiae* de Taraklia (Russie), sont très proches de ceux de *C. cauvieri* de Montpellier ; ces bois sont aplatis au niveau des bifurcations et ont une tendance à former une palmure.

Les dimensions des dents supérieures de *C. cauvieri* sont généralement supérieures à celles de *P. australis* provenant du même gisement (les sables de Montpellier), tandis qu'elles sont proches de celles de « *C.* » *pyrenaicus* et de *P. perpinianensis* du Roussillon. Il en est de même sur le plan de la morphologie. Quant aux dimensions des dents inférieures, celles de *C. cauvieri* sont généralement inférieures à celles de « *C.* » *pyrenaicus* et de *P. perpinianensis*, tandis qu'elles sont proches de celles de *P. australis* du même gisement (sables de Montpellier). Sur le plan morphologique, les prémolaires inférieures de *C. cauvieri* se distinguent de celles des Cervidae mentionnés ci-dessus par l'absence du sillon labial et l'absence de molarisation des prémolaires. Les dents de *C. novorossiae* de Taraklia sont inconnues, mais celles de Shanxi en Chine sont de dimensions supérieures à celles de *C. cauvieri*.

Détermination

« *Cervus cauvieri* » est cité dans de nombreuses publications, par exemple GERVAIS (1859, 1869), DEPÉRET (1890), HEINTZ (1970), MICHAUX (1969), mais le matériel n'a jamais été figuré. Tout ce que l'on savait, est qu'il s'agit d'un Cervidae dont les bois portent trois pointes. Le

bois décrit plus haut, numéroté UM 4083 et UM 4063 (deux morceaux d'un même bois sur lequel «*Cervus cauvieri*» est écrit) de la collection de l'Université de Montpellier, est à trois pointes. Il existe donc dans les sables de Montpellier un Cervidae à trois pointes que l'on peut rapporter à *C. cauvieri*. Le bois de cette espèce présente des caractères très semblables à celui de *Cervavitus*, nous l'attribuons donc à ce genre.

Sous Famille CERVINAE Baird, 1857
Genre «**CERVUS**» (s.l.) Linné, 1758

«***Cervus***» ***ruscinensis*** Depéret, 1890
[pl. 2 (1– 2)]

1890 – *Cervus* (*Capreolus*) *ruscinensis* Depéret, p. 107, 125, pl. IX, Fig. 1-5.

DIAGNOSE. — Petit Cervidae, remarquable par ses bois très inclinés en arrière, à peu près comme chez *Axis porcinus* actuel de l'Inde, et profondemment cannelés. L'andouiller antérieur unique est élevé au-dessus de la meule, la section en est plus ronde que chez les chevreuils. Les molaires supérieures sont de type *brachyodonte*, et leurs croissants internes ne se bifurquent pas en arrière. Le crâne est remarquablement plat et large (DEPÉRET 1890).

TYPE. — Crâne portant les deux bois et les dents jugales supérieures, numéroté Pp 157, figuré par DEPÉRET (1890, pl. IX) du Musée Guimet à Lyon.

LOCUS TYPICUS. — Limon pliocène du mas Belrich près de Villeneuve-La-Raho, en Roussillon (cf. DEPÉRET 1890 : 9, 107).

DESCRIPTION

Crâne

Le crâne est plat et large, les parties nasale, basale et occipitale sont brisées. En vue frontale, le pédicule émerge du frontal postéro-externement, le frontal est large, un peu renflé mésio-distalement. En vue latérale, le pédicule émerge derrière l'orbite, portant des bois très inclinés en arrière, à peu près comme dans l'*Axis porcinus* actuel de l'Inde. L'orbite, plus ou moins ronde, est grosse, son diamètre maximal est d'environ 37 mm. La fosse lacrymale, longue et profonde, se situe juste en avant de l'orbite. Sa longueur est d'environ 26 mm, sa hauteur 11 mm. En vue ventrale, le palais est large, avec deux rangées dentaires arquées.

Bois

Pédicule très court, sa longueur mesurée au bord interne est de 9 mm; son diamètre antéro-postérieur est de 26 mm; sa section est ronde. La meule est grosse, de section ronde, son diamètre antéro-postérieur mesure 34 mm. Le merrain n'a aucune tendance à la bifurcation, le bois a dans l'ensemble un andouiller unique; sa longueur est d'environ 180 mm, son diamètre maximal est d'environ 27 mm; sa section en est plus ronde que chez les chevreuils. L'ornementation du bois consiste en cannelures profondes; un tubercule accessoire très faible est visible sur la face postérieure de chaque bois, près de la meule. Le bois gauche présente en plus une crête courte et peu marquée sur la face antérieure.

Dents définitives

La partie antérieure du crâne n'est pas conservée et seules les dents jugales ont été préservées. Leurs mensurations moyennes sont : P^2 8,5 × 8,2 × 5,9 ; P^3 8,7 × 10 × 6,8 ; P^4 7,7 × 11,1 × 6,9 ; M^1 11,1 × 13,4 × 6,4 ; M^2 12,3 × 14,1 × 6,8 ; M^3 11,2 × 13,1 × 5,4.

P^2 : en vue occlusale, la dent est plus ou moins triangulaire. Sur la face labiale, le pilier du paraeône prédomine, suivi par un faible pilier du métaeône. Le protoeône est faible, suivi par un métaconule très développé. Un faible sillon vertical est présent sur la face linguale.

P^3 : le pilier du paraeône prédomine sur la face labiale, le pilier du métaeône est faible. Sur la face linguale, le protoeône est faible tandis que le métaconule prédomine. Le sillon lingual est présent mais faible.

P^4 : le pilier du paraeône est dominant. Le pilier du métaeône manque. Le protoeône et le métaconule sont bien développés. Le sillon lingual, très saillant, tend à diviser la face linguale de la dent en deux parties.

Les molaires supérieures sont formées de quatre tubercules principaux. Le cingulum n'est pas saillant. L'entostyle est présent sur les trois molaires, le pli protoeonal et l'éperon sont absents. On observe donc une simplicité des molaires.

Rapports et différences

Dans son mémoire DEPÉRET (1890) a signalé : « Il n'est pas impossible que ce type représente seulement le jeune âge du *Capreolus australis* dont le crâne n'est pas connu ». Nous avons attribué à *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. le *Capreolus australis* de DEPÉRET provenant du Roussillon. Le crâne présent porte la série dentaire définitive complète. Le degré d'usure des dents et l'état du pédicule (longueur faible et diamètre large), indiquent un individu nettement adulte mais la simplicité du bois et la profondeur de ses cannelures montrent qu'il n'est pas sénile.

« *Cervus* » *ruscinensis* se distingue de « *C.* » *pyrenaicus* par la simplicité de ses bois et la faible taille de ses dents. Il diffère de *P. perpinianensis* par la section ronde vers la base du bois et aussi la faible taille de ses dents.

« *C.* » *ruscinensis* est proche morphologiquement du *P. australis* de Montpellier (VIRET 1961 : 1012, Fig. 114). Le bois de « *C.* » *ruscinensis* diffère de ceux de *P. australis* de Montpellier aussi par la simplicité du bois, par sa section ronde à la base du bois et non ovale comme chez *P. australis*. Les dents jugales de « *C.* » *ruscinensis* approchent celles de *P. australis* de Montpellier en dimensions. Mais la P^4 de *P. australis* de Montpellier est unilobée, le sillon lingual est totalement absent alors que celle de « *C.* » *ruscinensis* montre sur le côté lingual un sillon profond qui tend à diviser la dent en deux lobes.

Détermination

Depuis DEPÉRET, il n'y a pas eu de nouvelle découverte de matériel de « *C.* » *ruscinensis*, donc aucun argument supplémentaire pour attribuer le crâne à une autre espèce connue n'est disponible. Il est difficile de placer les bois de « *C.* » *ruscinensis* dans la série de croissance des bois ni de *P. perpinianensis* sp. nov., ni de *P. australis* de Montpellier. Il est alors préférable de mentionner le crâne comme une espèce indépendante.

L'attribution générique pose quelques problèmes : les bois de « *C.* » *ruscinensis* sont inclinés en arrière, à peu près comme chez l'*Axis porcinus*, mais les bois d'*Axis* ont normalement trois

pointes, comme ceux de *Capreolus* et de *Procapreolus*. Les bois de *Paracervulus* ont deux pointes. Le genre *Cervus* regroupe des espèces très diverses mais qui sont toutes de grande taille et possèdent des bois multipointes. Notre attribution à *Cervus* s.l. est donc sujette à une révision ultérieure lorsque de nouvelles pièces auront été découvertes.

« *Cervus* » *pyrenaicus* Depéret, 1890
[pl. 2 (3 – 5)]

1890 – *Cervus ramosus* Croiz. et Job., DEPÉRET, p. 99 ;
1890 – *Cervus ramosus* Croiz. et Job. race *pyrenaicus*, DEPÉRET, p. 124, pl. VIII, Figs 1-3, 5-6;
pars. 1890 – *Capreolus australis* de Serres, DEPÉRET, pl. VIII, Figs 5-6 ;
1954 – *Cervus pyrenaicus* Depéret, VIRET, p. 116 ;
1970 – *Cervus pyrenaicus* Depéret, HEINTZ, p. 97-98.

DIAGNOSE. — Cervidae de taille intermédiaire entre celle d'un chevreuil et celle d'un daim. Les bois adultes portent trois pointes. Leur longueur varie de 300 à 500 mm, ils sont ronds à la base et s'aplatissent vers le haut. Les andouillers sont tous placés sur le bord antérieur de la perche. Le premier est éloigné de la meule et dirigé un peu en dehors; le second, au contraire, est incliné un peu en dedans.

La denture est caractérisée par une nette tendance à la molarisation de P_4 : un sillon labial profond et une tendance à la fermeture des vallées 2 et 4, tandis que le « pli *Palaeomeryx* » est toujours présent sur P/4. Sur les prémolaires supérieures, le sillon lingual est faible, les dents ne montrent nettement qu'un seul lobe. Sur les molaires supérieures on observe un fort éperon tandis que le pli métaconulaire est faible. Sur les prémolaires inférieures, le sillon labial est toujours bien marqué. Le « pli *Palaeomeryx* » est constant sur les prémolaires inférieures tandis qu'il manque sur les molaires.

LECTOTYPE. — Massacre avec deux bois, Fig. *in* DEPÉRET 1890, pl. VIII, Fig 3.

LOCUS TYPICUS. — Pliocène du Rousillon (MN 15).

AUTRE MATÉRIEL. — Une quarantaine de bois, une centaine de pièces dentaires, une centaine de pièces d'os des membres (coll. Fac. Sci. Lyon, coll. Musée Guimet à Lyon, coll. Muséum His. Nat. Perpignan).

DESCRIPTION

Bois

Le pédicule mesure de 16 à 35 mm de long selon l'âge du bois; son diamètre antéro-postérieur varie de 15 à 30 mm; sa section est normalement moins circulaire près de la meule, plus circulaire au milieu, sensiblement ovale au-delà. La meule est 6 à 8 mm plus grosse que le pédicule, son ornementation est irrégulière et peu accentuée. Le premier segment du merrain est plus ou moins courbe; sa longueur peut atteindre chez l'adulte 260 mm; sa section est circulaire près de la meule, ovale vers le haut. Le deuxième segment du merrain est aussi courbe; sa longueur varie de 85 à 200 mm selon les individus; sa section est normalement ovale, mais s'aplatit vers la première et la deuxième bifurcation. Les andouillers, au nombre de trois chez les adultes, sont courbes mais la courbure n'est pas forte. Leur longueur est environ de 50 à 80 mm, celui qui prolonge le merrain est normalement le plus long des trois. Le merrain est orné de sillons, mais non de tubercules accessoires.

Dents définitives

Les mensurations des dents sont données dans le tableau 5.

La P^2 : sa section occlusale est triangulaire. Sur la face labiale le pilier du paracône et celui du métacône prédominent. Lingualement le métaconule est bien développé.

TABLEAU 5. — Mensurations (en mm) des dents jugales de « *Cervus* » *pyrenaicus*.

	N	MIN	MAX	MOY.	ECT	COEF. V
P2/ Longueur	14	9,2	12,3	10,62	0,86	8,13
P2/ Largeur	14	7,88	12,2	10,05	1,16	11,49
P2/ Hauteur	14	4,12	9,45	6,76	1,61	23,77
P3/ Longueur	16	9,5	12,4	10,61	0,9	8,45
P3/ Largeur	15	10,1	13,4	11,82	0,96	8,09
P3/ Hauteur	15	4,5	9,5	7,26	1,54	21,23
P4/ Longueur	20	8	10,9	9,44	0,76	8,06
P4/ Largeur	20	11	14,7	12,86	0,8	6,22
P4/ Hauteur	20	4,3	10,5	7,24	1,78	24,58
M1/ Longueur	21	11,6	15	13,12	0,91	6,96
M1/ Largeur	22	13,25	17,1	15,31	0,95	6,19
M1/ Hauteur	22	3,3	9,7	6,24	1,77	28,33
M2/ Longueur	29	12,2	16,3	14,29	0,96	6,75
M2/ Largeur	29	13,95	17,6	15,98	1,06	6,61
M2/ Hauteur	29	5,4	12,1	8,54	1,75	20,52
M3/ Longueur	24	12,25	15,7	13,99	0,7	5
M3/ Largeur	23	11	17,3	15,43	1,31	8,49
M3/ Hauteur	24	6,8	12,6	9,55	1,5	15,7
Long. P2/-M3/	6	63,7	77,9	73,27	4,56	6,22
P/2 Longueur	16	7,3	9,9	8,36	0,59	7,05
P/2 Largeur	15	4	6,8	5,24	0,77	14,69
P/2 Hauteur	14	3,7	6,78	5,02	0,94	18,73
P/3 Longueur	35	9,1	12,2	10,69	0,74	6,96
P/3 Largeur	36	5,5	7,9	6,86	0,58	8,38
P/3 Hauteur	36	3,95	9,1	6,29	1,24	19,66
P/4 Longueur	41	9,8	13,8	11,62	0,93	8,03
P/4 Largeur	41	7,1	9,4	8,11	0,57	7,04
P/4 Hauteur	41	4,6	10,44	7,31	1,59	21,81
M/1 Longueur	32	11,4	15,36	12,92	0,96	7,41
M/1 Largeur	31	8	10,6	9,18	0,69	7,48
M/1 Hauteur	31	3	9,24	6,05	1,74	28,84
M/2 Longueur	27	6,5	15,88	13,91	1,62	11,63
M/2 Largeur	27	8,7	11,64	10,31	0,7	6,75
M/2 Hauteur	27	4,12	10,3	7,06	1,69	23,89
M/3 Longueur	26	16,9	21,7	18,51	1,13	6,08
M/3 Largeur	26	8,2	11,06	9,89	0,65	6,55
M/3 Hauteur	26	3,5	11	7,66	1,94	24,74
Long. P/2-M/3	9	71	84,2	73,99	3,85	5,2

La P^3 est plus grande. Sur la face labiale le pilier du métacône est déplacé vers l'arrière et l'extérieur. Sur la face linguale, le métaconule est assez bien développé et est séparé du protocône par un sillon vertical.

La P^4 est moins longue mais plus large. Le pilier du métacône a presque disparu. Le métaconule se prolonge en avant et est presque fusionné avec le protocône. Le sillon vertical de la face linguale est très faible.

Les molaires supérieures sont à quatre tubercules principaux. L'entostyle est saillant sur M^1, moins saillant sur M^2, encore moins sur M^3. L'importance du pli protoconal augmente de M^1 à M^3. La présence de l'éperon est plus fréquente sur M^2 que sur M^3, et tend à disparaître sur M^1. Les prémolaires inférieures sont de type classique, mais la P_4 est marquée par une nette tendance à la molarisation : la crête antérieure du métaconide s'allonge en avant, fermant les vallées 1 et 2 de HEINTZ (1970) ; en arrière la crête postérieure du protoconide bifurque, l'une dirigée postéro-lingualement et l'autre dirigée postérieurement et atteignant l'hypoconide. La moitié antérieure de la P_4 est donc très semblable à celle des molaires inférieures.

Dents lactéales

Les mensurations des dents lactéales sont présentées dans le tableau 6. Les dents de lait supérieures sont formées de quatre tubercules principaux, et sont de plus en plus molarisées de D^2 vers D^4. La D^2, d'aspect triangulaire, a une forme bilobée, bien que les deux lobes ne soient pas séparés. La longueur de la dent est nettement supérieure à la largeur. La D^3 est plus nettement

TABLEAU 6. — Mensurations (en mm) des dents lactéales de « *Cervus* » *Pyrenaicus*.

	N	MIN	MAX	MOY.	ECT.	COEF-V
D\2 Longueur	5	10,8	11,6	11,14	0,31	2,76
D\2 Largeur	5	7,2	8	7,66	0,28	3,66
D\2 Hauteur	5	3,9	7,4	5,58	1,18	21,16
D\3 Longueur	7	11	12,8	11,84	0,59	5,02
D\3 Largeur	7	8,9	10,2	9,82	0,58	5,98
D\3 Hauteur	7	3,5	7,9	5,99	1,25	20,89
D\4 Longueur	7	11,6	13	12,29	0,49	3,95
D\4 Largeur	7	12,2	13,7	12,7	0,45	3,57
D\4 Hauteur	7	3,95	8,5	7,1	1,36	19,18
Long. D\2-4	1	33	33	33	0	0
D/2 Longueur	3	7	7,3	7,13	0,12	1,75
D/2 Largeur	3	3,8	4,2	4,02	0,16	4,11
D/2 Hauteur	3	3,7	4,2	3,93	0,21	5,22
D/3 Longueur	2	10,95	11,2	11,08	0,13	1,13
D/3 Largeur	2	5,3	6	5,65	0,35	6,19
D/3 Hauteur	2	5,5	5,8	5,65	0,15	2,65
D/4 Longueur	11	14,6	17,8	16,24	0,99	6,11
D/4 Largeur	11	6,7	9,3	7,75	0,7	9,08
D/4 Hauteur	11	4,16	8	6,75	1	14,78

bilobée avec les deux lobes séparés. Le lobe postérieur est plus large que l'antérieur. La D^4 a une forme parfaite de molaire. Les deux lobes sont parallèles, et la largeur dépasse la longueur.

Les dents de lait inférieures sont de type classique, la D^2 et la D^3 ne sont pas molarisées, particulièrement la D^2 qui reste petite et simple. Par contre, la D_4 est nettement molarisée, son « talonide » est fortement développé et forme un troisième lobe dont la taille dépasse celle des deux lobes antérieurs.

Os des membres

La morphologie des spécimens des os des membres du Roussillon ne présente aucune particularité propre à l'espèce. On remarque que les membres des Cervidae du Roussillon sont plus longs, plus trapus, que ceux de Montpellier, la plupart des valeurs de longueurs et de diamètres des os du Roussillon sont supérieures à celles des os de Montpellier, mais inférieures à celles, plus récentes, du Massif central (Villafranchien).

Rapports et différences

Les bois adultes de « *Cervus* » *pyrenaicus* portent trois pointes et ressemblent de ce point de vue à ceux ce « *Cervus* » *ramosus, Cervus philisi* du Villafranchien d'Auvergne (DÉPERET 1884 ; HEINTZ 1970). *Capreolus capreolus* actuel et *Cervavitus novorossiae* du Pliocène d'Asie orientale (ZDANSKY 1925, 1927). « *C.* » *pyrenaicus* se distingue de l'ensemble de ces espèces par une ornementation constituée de crêtes et de perlures prononcées, par des segments du merrain plus droits, plus épais et rarement aplatis. La différence entre les bois de « *C.* » *pyrenaicus* et ceux de *Cervus philisi* et de *C. novorossiae* réside dans les caractères plus massif, plus long et plus large de ces derniers. Les bois de « *C.* » *pyrenaicus* sont par contre plus minces. Parmi les bois des Cervidae cités ci-dessus, ceux de « *C.* » *cusanus* sont les plus proches de ceux de « *C.* » *pyrenaicus*, ils partagent en effet : un merrain rond, droit vers la base, s'aplatissant ensuite vers le haut, et s'incurvant en arrière à la naissance de chacun des andouillers et une ornementation assez régulière composée des sillons longitudinaux. Il existe cependant de nettes différences entre les bois de ces deux espèces : ceux de « *C.* » *cusanus* sont plus aplatis et le premier andouiller émerge à un niveau plus éloigné de la meule que chez « *C.* » *pyrenaicus*.

Les dimensions des dents de Cervidae du Roussillon ne dépassent pas celles des Cervidae d'Auvergne. Elles sont par contre supérieures à celles des Cervidae de Montpellier. Parmi les Cervidae du Roussillon, les dimensions de « *C.* » *pyrenaicus* sont très proches de celles de *P. perpinianensis* sp. nov. Sur le plan morphologique, les dents de « *C.* » *pyrenaicus* sont plus compliquées que celles de *P. perpinianensis* sp. nov. Malgré la grande similitude des prémolaires, on peut observer de nettes différences : – le sillon labial présent sur la P^3 de « *C.* » *pyrenaicus* est absent sur la P^3 de *P. perpinianensis*, – sur la face linguale de la P^4 de « *C.* » *pyrenaicus* c'est le pilier du cône postéro-lingual qui domine alors que chez *P. perpinianensis* c'est le pilier du cône antéro-lingual qui domine, – sur les molaires supérieures, le pli protoconal et l'éperon sont plus saillants chez « *C.* » *pyrenaicus* que chez *P. perpinianensis*, – sur les prémolaires inférieures, surtout sur P_4, les différences sont les plus évidentes. Les vallées 1 et 2 sont bien ouvertes chez *P. perpinianensis*, tandis que chez « *C.* » *pyrenaicus*, la vallée 1 fusionne avec la vallée 2 par disparition du conide antéro-lingual, les vallées sont bien fermées par suite de l'allongement antéro-postérieur du conide médio-lingual. Pour les molaires inférieures, la différence n'est pas évidente.

Détermination

DEPÉRET (1890) a attribué certains bois à trois andouillers de Serrat d'en Vacquer à *Cervus ramosus* de Perrier (Auvergne) en indiquant cependant que ces bois du Roussillon ont beaucoup moins d'andouillers (trois au plus), que ceux de *C. ramosus* d'Auvergne (*i.e. Croizetoceros ramosus*, HEINTZ 1970) qui ont un maximum de huit andouillers. Puis il regroupait certaines dents (DEPÉRET 1890, pl. VIII, Figs 5-6) et les rapportait à une race *pyrenaicus* de *Cervus ramosus*. VIRET (1954) a proposé de rapporter la forme du Roussillon à l'espèce « *C.* » *pyrenaicus*. Cette proposition fut adoptée par HEINTZ (1970), MICHAUX (1976), GUÉRIN (1980).

En effet, les bois de « *C.* » *pyrenaicus* sont très différents de ceux de *Croizetoceros ramosus*, il est donc préférable de les distinguer spécifiquement et génériquement.

Pour l'attribution générique, les genres fossiles connus sont *Procapreolus*, *Capreolus* et *Cervus*. Le premier genre, *Procapreolus* (SCHLOSSER 1924) groupe des espèces à caractères trop primitifs (présence du « pli *Palaeomeryx* », canines vraies, etc.) pour satisfaire aux caractéristiques de « *C.* » *pyrenaicus*. Le genre *Capreolus*, avec ses bois abondamment pourvus de perlures relativement volumineuses, des sections du merrain plus circulaires, et un merrain plus droit, est difficile à harmoniser avec « *C.* » *pyrenaicus*. Le dernier genre, *Cervus* surtout si on l'élargit à *Cervus* s.l. regroupe des espèces très diverses. Il est le seul actuellement attribuable. Néanmoins, la plupart des *Cervus* sont de grande taille, notre attribution n'est donc pas pleinement satisfaisante, tout comme d'ailleurs le « *Cervus* » *cusanus* d'Auvergne. Peut-être sera-t-on amené à proposer une nouvelle appellation générique ?

Genre **CROIZETOCEROS** Heintz, 1970

DIAGNOSE. — Cervidae de la taille d'un daim. Bois liriformes. Merrain plus ou moins comprimé, de section généralement piriforme ; courbure entre premier et deuxième andouiller très variable. Denture caractérisée par la taille, la molarisation de la P_4, l'absence de « pli *Palaeomeryx* », la présence de pli protoconal (HEINTZ 1970).

Croizetoceros proramosus sp. nov.
[pl. 2 (9 – 10)]

DIAGNOSE. — Cervidé de la taille d'un daim. La denture inférieure est caractérisée par une molarisation remarquable de la P_4, le conide antéro-lingual (« paraconide ») a disparu ; la vallée 2 est fermée par suite de l'allongement antéro-postérieur du conide médio-lingual (« métaconide ») formant un lobe antérieur tout à fait semblable à celui des molaires. Le sillon labial séparant les conides médio-labial (« protoconide ») et postéro-labial (« hypoconide ») est très profond et détermine nettement deux lobes. La vallée 4 est presque fermée par le conide postéro-lingual (« entoconide ») qui, très incliné, vient rejoindre le stylide postéro-lingual, définissant ainsi un lobe postérieur analogue à celui des molaires. Le lobe postérieur de la P_4, très réduit par rapport à l'antérieur, permet de distinguer cette dent des molaires. Un autre caractère remarquable est l'absence du « pli *Palaeomeryx* » sur P_4, alors qu'il est présent sur P_3.

HOLOTYPE. — Mandibule gauche portant P_3-M_3 (n° 41312, coll. Faculté des Sciences Lyon), pl. 2, Fig. 9.

LOCUS TYPICUS. — Serrat d'en Vacquer, Pyrénées orientales.

DERIVATIO NOMINIS. — Pour sa ressemblance avec *Croizetoceros ramosus*, mais de taille plus faible et de niveau plus bas.

AUTRE MATÉRIEL. — Deux mandibules portant les dents jugales (n° 41038, 41039 coll. Fac. Sci. Lyon).

DESCRIPTION

La P_2 est inconnue.

La P_3 est de type classique, le parastylide et le paraconide sont bien individualisés. Les vallées 1-4 sont ouvertes, le sillon labial est profond, le « pli *Palaeomeryx* » est long.

Sur la P_4 le parastylide et le paraconide sont fusionnés. La vallée 1 disparaît, la vallée 2 est fermée lingualement par l'allongement antéro-postérieur du conide médio-lingual, ou métaconide ce qui détermine une fosse analogue à la fosse antérieure, ou bassin trigonide des molaires. La vallée 3 est marquée par l'approfondissement du sillon labial qui divise la dent en deux lobes. La vallée 4 est fermée par suite de l'allongement antéro-postérieur du conide postéro-lingual, ou endoconide et devient une fosse équivalente à la fosse postérieure, ou bassin talonide des molaires. Le « pli *Palaeomeryx* » a totalement disparu.

Les molaires inférieures sont de type classique. L'ectostylide est saillant sur M_1, faible sur M_2 et M_3. Le « pli *Palaeomeryx* » est faible mais net sur la M_1, et absent sur M_2 et M_3. Les mensurations sont présentées dans le tableau 7.

Rapports et différences

Les dimensions des dentures de *Croizetoceros proramosus* sp. nov. sont proches mais légèrement supérieures à celles de « *Cervus* » *pyrenaicus* et de *Paracervulus perpinianensis* du Roussillon principalement les hauteurs. La morphologie des dents de *Croizetoceros proramosus* est plus simple, les murailles entre les conides sont plus minces que celles de « *Cervus* » *pyrenaicus* et *Paracervulus perpinianensis*. La molarisation des prémolaires inférieures est évidente chez *Croizetoceros proramosus* et « *Cervus* » *pyrenaicus*, surtout sur P_4 où elle atteint un degré

TABLEAU 7. — Mensurations (en mm) des dents jugales inférieures de *Croizetoceros proramosus*, et comparaison avec celles de *C. ramosus* des Étouaires.

	41312 (Type)	41038	41039	MOY.	*C. ramosus*
P/3 Longueur	11,43	11,38	—	11,41	10,54
P/3 Largeur	6,62	7,14	—	6,88	6,8
P/3 Hauteur	6,62	8,26	—	7,44	8,5
P/4 Longueur	12,46	12,16	—	12,31	11,76
P/4 Largeur	7,92	7,94	—	7,93	7,98
P/4 Hauteur	8,18	10	—	9,09	9,5
M/1 Longueur	13,54	13,82	—	13,68	13,24
M/1 Largeur	9,04	9,14	—	9,09	9,52
M/1 Hauteur	9,1	8,18	—	8,64	11,25
M/2 Longueur	14,6	15,58	14,46	14,88	14,6
M/2 Largeur	10,08	9,82	9,38	9,76	10,26
M/2 Hauteur	10,4	8,74	7,66	8,93	12
M/3 Longueur	18,4	—	18,24	18,32	19,61
M/3 Largeur	10,2	10,64	9	9,95	10,08
M/3 Hauteur	10,72	9,1	10	9,94	12,25
Long. M/1-3	47,3	—		47,3	46,44

remarquable. Mais l'absence totale du « pli *Palaeomeryx* » sur la P_4 de *Croizetoceros proramosus* nous permet de la distinguer de la P_4 de celles de « *Cervus* » *pyrenaicus* et de *Paracervulus perpinianensis*.

La morphologie de *Croizetoceros proramosus* de Serrat d'en Vacquer est très proche de celle de *Croizetoceros ramosus* des Étouaires (HEINTZ 1970, pl. XXIII, Fig. 1). On y retrouve en effet une topographie relativement simple, une molarisation remarquable de la P_4, et un conide postéro-lingual de P_4 orienté antéro-postérieurement. Les molaires inférieures de *Croizetoceros ramosus* montrent cependant encore un faible « pli *Palaeomeryx* ». Les dimensions des dents, chez ces deux espèces, sont aussi très proches (tableau 7). Mais alors que celles des prémolaires de *Croizetoceros proramosus* sont légèrement supérieures à celles de *Croizetoceros ramosus*, c'est l'inverse pour les molaires.

Détermination

La différence évidente entre cette espèce et les autres espèces connues nous permet de lui donner une nouvelle appellation spécifique. Nous l'attribuons au genre *Croizetoceros* d'après la grande affinité entre cette espèce et *Croizetoceros ramosus*, espèce-type de ce genre. Espèce proche morphologiquement de *Croizetoceros ramosus*, mais légèrement plus petite et se trouvant dans un niveau plus ancien, nous la nommerons : *Croizetoceros proramosus*.

ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE

Pour étudier la phylogénie des Cervidae du Languedoc et du Roussillon, trois autres espèces de niveaux voisins sont choisis pour comparaison : *Cervus cusanus* et *Croizetoceros ramosus* du Villafranchien inférieur (MN 16) des Étouaires du Massif central (HEINTZ 1970), *Cervavitus novorossiae* du Mahui (MN 13) de ShanXi, Chine (DONG *et al.* 1994). *C. novorossiae* est aussi connue à Taraklia, Russie (KHOMENKO 1913). C'est sur le matériel disponible pour ces Cervidae, des bois et des dents, que les caractères ont été définis. Les états de caractères retenus sont les suivant (tableau 8) :

1. Taille de bois entre les espèces comparées : (0) petite, (1) moins petite, (2) moyenne, (3) grande.
2. Bifurcation du bois : (0) pas de bifurcation, (1) une bifurcation, (2) deux bifurcations, (3) trois bifurcations ou plus.
3. Aplatissement des bois : (0) absent, (1) faible, (2) fort (à palmure).
4. L'ornementation des bois (sillons et crêtes) : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
5. Tubercules accessoires sur les bois : (0) absent, (1) présent.
6. Section du merrain : (0) ronde, (1) ovale, (2) autre forme.
7. Taille de pédicule entre les espèces comparées : (0) longue et mince, (1) moyenne, (2) grosse.
8. Taille de meule entre les espèces comparées : (0) petite, (1) moyenne, (2) grosse.
9. Sillon lingual sur P^2 : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
10. Sillon lingual sur P^3 : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
11. Sillon lingual sur P^4 : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
12. Pli protoconal sur les molaires supérieures : (0) absent, (1) faible, (2) fort.

TABLEAU 8. — Matrice de données des états caractères pour 10 Cervidae (? = caractère non observé).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Groupe externe	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
"Cervus" ruscinensis	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
Paracervulus perpinianensis	1	1	0	2	0	2	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1
Paracervulus australis	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1
Paracervulus christoli	0	1	0	2	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	0	2	1
Cervavitus novorossiae	2	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1
Cervavitus cauvieri	2	2	2	1	0	1	?	?	?	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	2	1
"Cervus" cusanus	2	2	2	1	0	1	1	1	?	0	0	2	0	2	2	2	0	1	0	2	1
"Cervus" pyrenaicus	2	2	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	2	2	2	1	1	0	2	1
Croizetoceros proramosus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	2	2	2	1	2
Croizetoceros ramosus	3	3	0	1	0	1	2	2	0	0	0	1	0	1	2	2	2	2	1	2	2

13. Pli métaconulaire sur les molaires supérieures : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
14. Éperon sur les molaires supérieures : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
15. Vallée 1 sur P_4 : (0) ouverte, (1) fermée, (2) disparue.
16. Vallée 2 sur P_4 : (0) ouverte, (1) mi-fermée, (2) bien fermée.
17. Vallée 4 sur P_4 : (0) ouverte, (1) mi-fermée, (2) bien fermée.
18. Sillon labial sur P_4 : (0) absent, (1) faible, (2) fort.
19. « Pli *Palaeomeryx* » sur P_4 : (0) épais, (1) mince, (2) disparu.
20. « Pli *Palaeomeryx* » sur les molaires inférieures : (0) saillant, (1) faible, (2) disparu.
21. Muraille entre les conides sur les molaires inférieures : (1) épaisse, (2) mince.

La polarité des états de chaque caractère est faite par une comparaison extragroupe, à partir de formes miocènes, *e.g. Dicrocerus, Procervulus, Lagomeryx* (GINSBURG *et al.* 1987 ; VIRET 1961). La loi d'augmentation de DÉPÉRET et la loi de répétition de HAECKEL sont pris en compte dans l'analyse de parcimonie. En cas de variations intraspécifiques, nous avons pris les états de caractères observables chez les adultes.

La matrice de caractères (21 caractères définis chez 10 taxons) a été traitée en utilisant le logiciel Hennig 86 (FARRIS 1988 ; version 1.5). Une seule topologie (Fig. 3) a été obtenue, sa longueur est de 53 pas évolutifs, son indice de cohérence (CI) est de 0,75 et son indice de rétention (RI) 0,72.

Cette topologie montre que *Cervavitus novorossiae* et *C. cauvieri* forment un groupe monophylétique. Il serait donc préférable de rapporter *C. cauvieri* au genre *Cervavitus*. Les genres *Paracervulus* et *Croizetoceros* sont aussi monophylétiques, tandis que le genre « *Cervus* » est paraphylétique : « *Cervus* » *pyrenaicus* et « *Cervus* » *cusanus* sont un groupe frère, mais ils sont éloignés de « *Cervus* » *ruscinensis* qui représente l'espèce la plus primitive des dix Cervidae étudiés. Elle forme le groupe frère de l'ensemble des neufs autres. L'étude des relations de parenté des espèces qui sont rapportées à ce genre paraît nécessaire, mais elle ne sera possible que lorsqu'un matériel plus complet sera disponible. Par ailleurs, de nouveaux caractères définis sur le crâne et les os des membres pourraient se révéler utiles pour discuter de la phylogénie de ce genre.

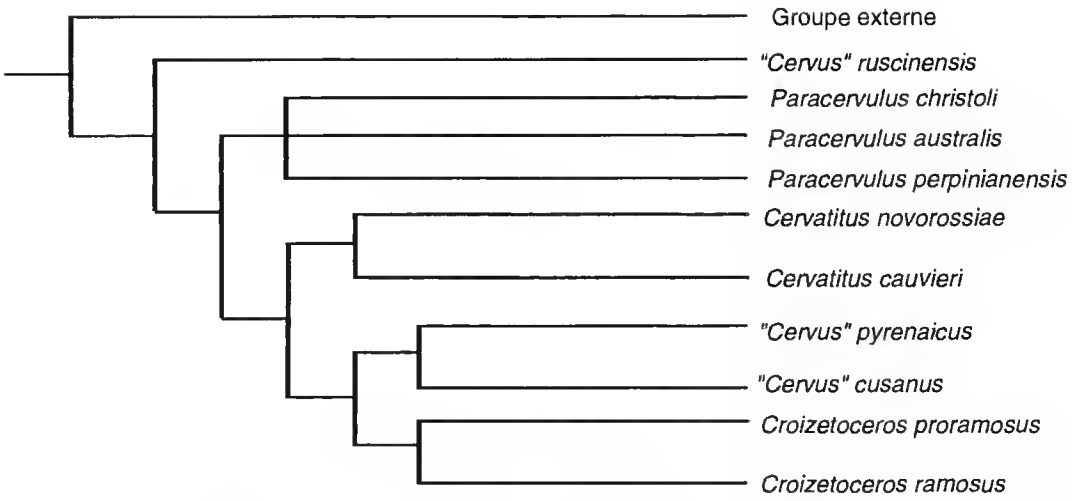


FIG. 3. — Cladogramme le plus parcimonieux trouvé par Hennig 86 selon les données du tableau 8. Les nœuds 1-18 sont présentés ici avec leurs changements d'état de caractère :
Nœud 1 : 5(1), 9(1), 10(1)H, 11(2); Nœud 2 : 1(0)R, 16(1); Nœud 3 : 3(1)H; Nœud 4 : 6(2); Nœud 5 : 15(0)R; Nœud 6 : 3(2)H, 18(0)R; Nœud 7 : 7(0)R; 10(1)H, 13(1)H; Nœud 8 : 3(2)H; Nœud 9 : 19(2), 20(1)R; Nœud 10 : 1(3), 2(3), 8(2); Nœud 11 : 12(2), 14(2); Nœud 12 : 17(2), 18(2), 19(1), 21(2); Nœud 13 : 3(1)H, 13(1)H; Nœud 14 : 15(2), 16(2); Nœud 15 : 4(2); Nœud 16 : 1(2), 2(2), 12(1); Nœud 17 : 2(1), 6(1), 8(1), 14(1); Nœud 18 : 1(1), 4(1), 7(1). H indique une homoplasie; R indique une réversion.

CONCLUSIONS

À la suite de notre étude, la liste des Cervidae du Pliocène inférieur du Languedoc et du Roussillon s'établit comme suit :

« *Cervus* » *ruscinensis* Depéret
Paracervulus christoli sp. nov.
Paracervulus australis de Serres
Paracervulus perpinianensis sp. nov.
Cervavitus cauvieri de Christol
« *Cervus* » *pyrenaicus* Depéret
Croizetoceros proramosus sp. nov.

Les bois d'adulte des Cervidae étudiés sont de trois types : à une seule pointe (« *Cervus* » *ruscinensis*), à deux pointes (les *Paracervulus*) et à trois pointes (les autres). La bifurcation des bois à deux pointes et la première bifurcation des bois à trois pointes sont à une certaine distance de la meule. L'ornementation des bois est faite uniquement de sillons longitudinaux. Les tubercules accessoires ne sont observés que sur les bois de « *Cervus* » *ruscinensis*. L'aplatissement du merrain est saillant chez certaines formes, surtout chez *Cervavitus cauvieri*. Les variations intraspécifiques et interspécifiques sur les bois sont observables mais elles sont moins marquées que sur les formes villafranchiennes et postvillafranchiennes.

Aucune canine supérieure n'a été trouvée, même dans les gisements à *Paracervulus* (Muntjacinae). Cette absence pourrait être due au fait que les Cervidae de l'époque en étaient dépourvue à moins que l'insuffisance du matériel retrouvé en soit responsable. Des incisives inférieures et les canines inférieures (insiciforme) sont présentes dans la collection de l'Université de Lyon (quatre pièces), mais leur attribution est difficile en raison de l'insuffisance du matériel.

La morphologie des dentures jugales est plus conservatrice que celles des bois. La variation se manifeste d'une part sur les éléments accessoires (cingulum, plis, etc.) dont la présence et l'importance changent d'une espèce à l'autre, et d'autre part sur la molarisation des prémolaires.

Certaines formes se trouvent dans les gisements en grande quantité (*e.g. Paracervulus australis*, «*Cervus*» *pyrenaicus*). On peut imaginer qu'il s'agissait d'animaux qui vivaient en troupeaux dans des habitats plus ouverts. Certaines autres espèces sont représentées par des spécimens peu nombreux (*e.g. Cervavitus cauvieri*, *Croizetoceros proramosus*). Peut-être ces animaux vivaient-ils en petit troupeaux, dans des habitats moins ouverts.

Le muntjack du Roussillon *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. (MN 15) est bien différent de celui des sables de Montpellier (*Paracervulus australis*, MN 14), il est donc nécessaire de l'attribuer à une nouvelle espèce.

Malgré la grande différence morphologique entre les Cervidae rusciniens du Roussillon et ceux villafranchiens du Massif central, des affinités existent entre certaines formes (*e.g.* entre «*Cervus*» *pyrenaicus* et «*Cervus*» *cusanus*; entre *Croizetoceros proramosus* sp. nov. et *C. ramosus*).

Le genre *Paracervulus* est représenté par plusieurs espèces en Europe occidentale (*P. australis*, *P. perpinianensis*, *P. christoli*) et en Asie orientale (*P. bidens*, *P. brevis*, *P. simplex* etc.) dans les gisements datés du Miocène supérieur au Pliocène inférieur. Le genre *Cervavitus* est aussi représenté par des espèces en France (*Cervavitus cauvieri*), en Russie (*C. novorossiae*, *C. sarmaticus*; VISLOBOKOVA 1990) et en Chine (*C. novorossiae*, *C. demissus*; ZDANSKY 1925, 1927; TEILHARD *et al.* 1937), dans les même niveaux. La distribution vicariante des espèces laisse penser que, malgré les obstacles, des relations terrestres existaient entre ces deux régions. En outre, si l'on tient compte des exigences écologiques des Cervidae, il faut admettre que les régions intermédiaires étaient jalonnées de forêts tempérées à tropicales.

Il ne nous a pas été possible de comparer nos Cervidae du Pliocène méditerranéen de France avec ceux d'âge miocène et pliocène d'Espagne. Une telle comparaison aurait été très utile et nous sommes conscients de cette lacune. Nous espérons qu'une telle étude pourra être entreprise par d'autres. Puisse notre présent travail être utile à ces recherches.

Remerciements

Cet article est un extrait d'une partie de ma thèse ès sciences (nouveau régime). Je remercie le Pr Louis de BONIS pour la direction de ma thèse, le Pr Michel BRUNET et le Dr. Yves JEHENNE pour leurs conseils. Je voulais aussi remercier le Pr Léonard GINSBURG et le Dr Béatrice AZANZA pour leurs commentaires et critiques. Je remercie tous ceux qui m'ont assisté lors de ma révision du matériel : Dr Alain PRIEUR du Département des Sciences de la Terre, Université de Lyon; Dr M. PHILIPPE au Musée Guimet à Lyon; Pr R. BURGAT au Muséum d'Histoire Naturelle de Perpignan, qui m'ont permis d'étudier ces collections.

BIBLIOGRAPHIE

CHRISTOL J. de., 1832. — Comparaison de la population contemporaine des mammifères de deux bassins tertiaires du département de l'Hérault. *Annales des Sciences Industrielles du Midi de la France* Marseille **1** (2) : 15-24

DEPÉRET C., 1884. — Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société de Géologie de France* sér. 3 **12** (1883-1884) : 247-284.

— 1885. — Considérations générales sur les faunes de Vertébrés pliocènes d'Europe. *Annales Sciences Géologiques* Paris **17** : 231-272, ,

— 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société Géologique de France* Paris 3 : 198 p.

DONG W. & HU C. K., in press. — The Late Miocene Cervidae from Hounao, Yushe Basin, Shanxi. *Vertebrate Palasiatica.*

FARRIS J. S., 1988. — Hennig 86, Version 1.5. Port Jefferson Station, New York.

GERVAIS P., 1859. — Zoologie et Paléontologie françaises, 2e édit. Paris : Arthus Bertrand, 544 p.

— 1869. — Zoologie et Paléontologie générales. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles, 1re sér. Paris.

GINSBURG L. & AZANZA B., 1991. — Présence de bois chez les femelles du cervidé miocène *Dicrocerus elegans* et remarques sur le problème de l'origine du dimorphisme sexuel sur les appendices frontaux des Cervidae. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences* Paris **313** (2) : 121-126.

GINSBURG L. & BULOT C., 1987. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène de Bézian et La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., C. **9** (1) : 63-95.

GUERIN C., 1980 — Les Rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Document du Laboratoire Géologique de Lyon* **79**, 3 fasc. ; 1185p.

HEINTZ E., 1970. — Les Cervidae villafranchiens de France et d'Espagne, *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle* **I** : 303p ; **II** : 206p.

KHOMENKO J., 1913. — La faune méotique du village Taraklia du district de Bendery. 1. Les ancêtres des Cervinae contemporains et fossiles. 2. Giraffinae et Cavicornia. *Ezheg. Geol. Miner. Ross.* **15** (1) : 107-143.

MEIN P., 1976. — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. *Process VIth Congress Bratislava* **II**.

— 1990. — Updating of MN Zones. *in European Neogene Mammal Chronology*, edited by E. H. Lindsay *et al.*, New York : Plenum Press p. 73-90.

MICHAUX J., 1969. — Les gisements de Vertébrés de la région montpelliéraine. 3. Gisements pliocènes. *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* sér. 2, I, **1** : 31-37.

— 1976. — Découverte d'une faune de petits mammifères dans le Pliocène continental de la vallée de la Canterrane (Roussillon) ; ses conséquences stratigraphiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, sér. 7, **18** : 165-170.

PHILIPPE M. & BOURGAT R., 1985. — La collection de vertébrés pliocènes du Muséum de Perpignan. *Société Linnéenne de Lyon* **54** (6) : 146-169.

SERRES M. de, 1832. — Recherches sur les ossements humatiles de la caverne de Lunel-Vieil : 250 p.

SERRES M. de & DUBREUIL J. J., 1839. — Recherches sur les ossements humatiles de la caverne de Lunel-Vieil : 249-250.

SCHLOSSER M., 1924. — Tertiary vertebrates from Mongolia. *Palaeontologia sinica*, sér. C **1** (1) : 1-122.

TEILHARD de CHARDIN P. & TRASSAERT M., 1937. — Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of S.E. Shansi. *Palaeontologia sinica* sér. C **102** (1) : 56.

VIRET J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et ses conséquences stratigraphiques. *Compte-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **227** (14) : 684-686.

— 1961. — Artiodactyla, *in* : Piveteau J., *Traité de Paléontologie*, Paris : Masson, **6** (1) : 887-1021 ; 1038-1084,.

VISLOBOKOVA I.A., 1990. — The fossil deer of Eurasia. Sciences Press, Moscow, 208p. [en russe, avec résumé anglais].

ZDANSKY O., 1925. — Fossile Hirsche Chinas. *Palaeontologia sinica* sér. C **2** (3) : 1-94.

— 1927. — Weitere Bedmerkungen über fossile Cerviden aus China. *Palaeontologia sinica* sér. C **4** (4) : 30 p.

PLANCHE 1

Les Cervidae pliocènes du Languedoc.
1. — Bois adulte de *Paracervulus australis*. UM 4088, Coll. Fac. Sci. Montpellier. X 1/2.
2. — Bois jeune de *Paracervulus australis*. n°40378, Coll. Fac. Sci. Lyon. X 1/2.
3. — Maxillaire droite de *Paracervulus australis*. n°40595, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
4. — Mandibule droite de *Paracervulus australis*. n°40551, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
5. — Bois de *Paracervulus christoli*. TYPE, UM4052, Coll. Fac. Sci. Montpellier. X 1/2.
6. — Mandibule gauche de *Paracervulus christoli*. n°40569 Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
7. — Bois de *Cervavitus cauvieri*. UM4063, Coll. Fac. Sci. Montpellier. X 1/2.
8. — Mandibule gauche de *Cervavitus cauvieri*. UM4055, Coll. Fac. Sci. Montpellier. Vue occlusale. X 1.
9. — Denture supérieure gauche de *Cervavitus cauvieri*. UM4099, Coll. Fac. Sci. Montpellier. Vue occlusale. X 1.

1

2

5

7

4

6

8

9

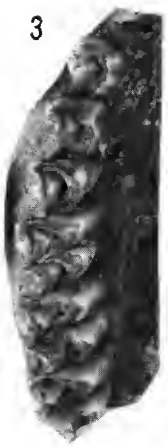

3

PLANCHE 2

Les Cervidae pliocènes du Roussillon

1. — Bois de « *Cervus* » *ruscinensis*. Pp157, Coll. Mus. Guimet à Lyon. X 1/2.
2. — Maxillaire droite de « *Cervus* » *ruscinensis*. Pp157, Coll. Mus. Guimet à Lyon. Vue occlusale. X 1.
3. — Bois de « *Cervus* » *pyrenaicus*. n° 41322, Coll. Fac. Sci. Lyon. X 1/3.
4. — Maxillaire droite de « *Cervus* » *pyrenaicus*. n°41318, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
5. — Mandibule gauche de « *Cervus* » *pyrenaicus* n°41313, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
6. — Bois de *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. TYPE, Pp154, Coll. Mus. Guimet à Lyon. X 1/2.
7. — Maxillaire droite de *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. Pp114, Coll. Mus. Guimet à Lyon. Vue occlusale. X 1.
8. — Mandibule droite de *Paracervulus perpinianensis* sp. nov. Pp112, Coll. Mus. Guimet à Lyon. Vue occlusale. X 1.
9. — Mandibule gauche de *Croizetoceros proramosus* sp. nov. Type, n°41312, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.
10. — Mandibule droite de *Croizetoceros proramosus* sp. nov. n°41038, Coll. Fac. Sci. Lyon. Vue occlusale. X 1.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér., **18**, 1996
Section C, n° 1 : 165-175

Minéralisations manganésifères des formations rhyolitiques du Siroua (Maroc) et des monts Dore (Massif central francais)

par Hubert GUÉRIN et Elena-Adriana PERSEIL

Résumé. — Des filons de cryptomélane pure sont liés aux ignimbrites du Siroua et des termes intermédiaires entre la cryptomélane et la hollandite se trouvent dans la « Grande nappe de ponces » des monts Dore. Ces dépôts de manganèse se sont formés à partir des fluides dans ces épanchements volcaniques : entre 400 et 275 °C pour la nappe de ponces et au-dessus de 535 °C pour les ignimbrites. Au fur et à mesure de la formation du dépôt, les minéralisations tendent à s'enrichir en baryum. La structure botryoïdale et la disparition à faible profondeur des minéralisations s'expliquent par leur formation rapide lors de la période de refroidissement des épanchements volcaniques.

Mots-clés. — Ignimbrites, nuées ardentes, cryptomélane-hollandite, filons, Siroua, monts Dore.

Manganiferous deposits in rhyolitic formations from the Siroua volcano (Morocco) and from the monts Dore (Massif central, France)

Abstract. — In the Siroua volcano, black veinlets of pure cryptomelane form a network in rhyolitic ignimbrites and lavas. The intermediate members between K^+ end member (cryptomelane) and Ba^{2+} end member (hollandite) occur in the « Grande nappe de ponces » in the monts Dore volcano.These manganesiferous deposits are formed from fluid phases of volcanic flows; within a temperature range between 400 and 275 °C in the case of pyroclastic flows and upper than 535 °C for ignimbrites. During the formation of ore deposit, it is noted that the Ba content increases in the manganiferous minerals. The botryoidal structure and the lack of ore mineralization at shallow depth indicate that these manganese veins are formed during the cooling of volcanic flows.

Key-words. — Ignimbrites, nuées ardentes, cryptomelane-hollandite, veins, Siroua, monts Dore.

Hubert GUÉRIN, *Laboratoire des Sciences de la Terre, Université de Reims-Champagne-Ardenne, UFR Sciences, B.P. 1039, 51687 Reims Cedex 2.*
Elena-Adriana PERSEIL, *Laboratoire de Minéralogie, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Les formations rhyolitiques constituent un métallotecte pour les gisements filoniens et volcano-sédimentaires de manganèse (GUÉRIN 1979). La mise en place récente de filons manganésifères dans les massifs volcaniques du Siroua et des monts Dore (Fig. 1) permet une étude minéralogique et gîtologique qui précise leurs conditions de dépôts.

MINÉRALISATIONS DU SIROUA

G. POUIT (1966) a découvert, en plusieurs points, des veinules de psilomélane au sein des formations volcaniques du massif du Siroua, près du douar d'Afszimmer (Fig. 1a). Elles peuvent former un « stockwerk » comme celui situé sous le douar près de la route de Taliouine à Askaoun.

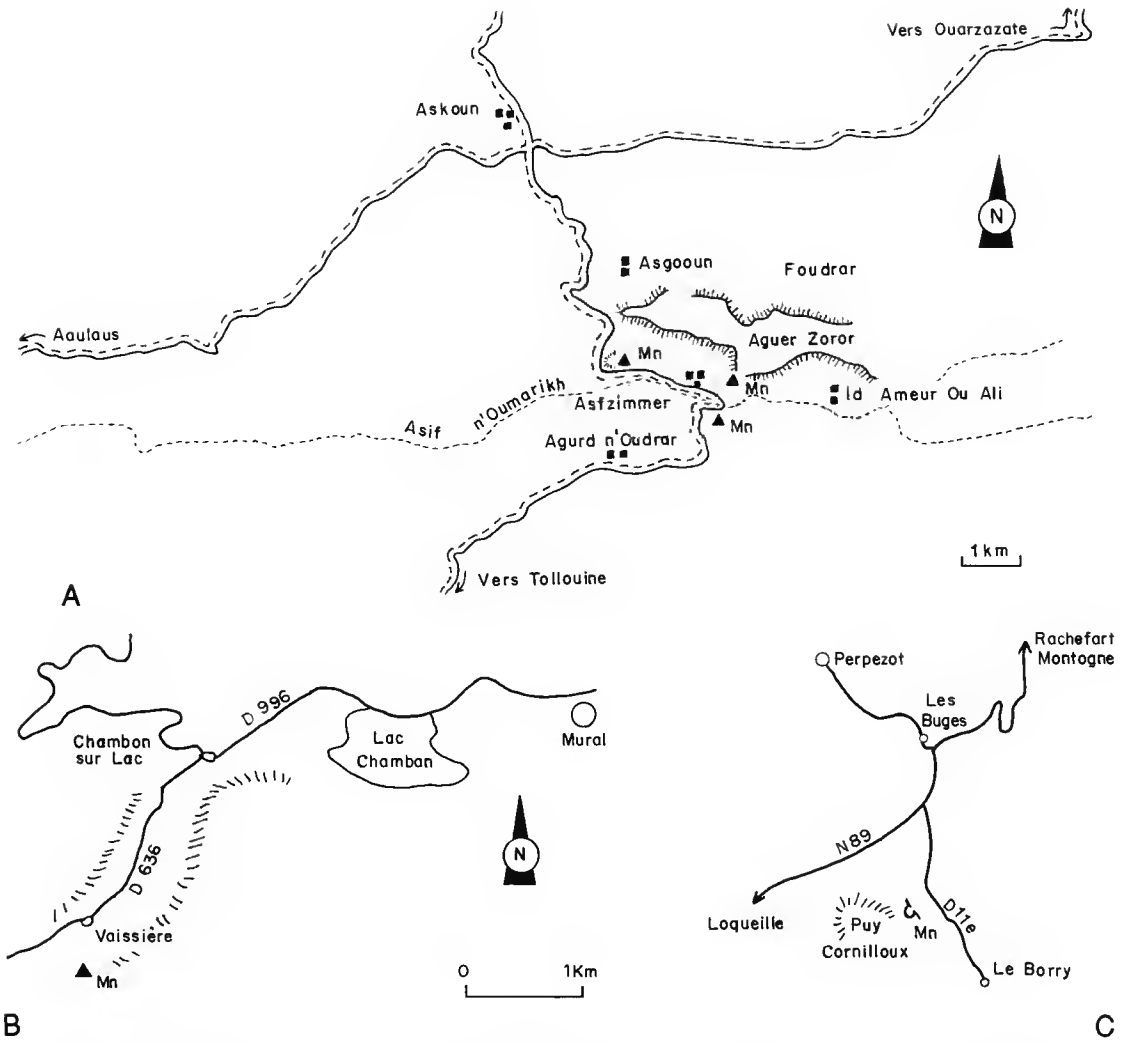


FIG. 1. — Localisation des minéralisations : A, Afszimmer dans le massif du Siroua (d'après POUIT 1966) ; B, Voissière dans le massif des monts Dore ; C, Le Barry.

Gîtologie

Le stratovolcan du Siroua de 25 km de diamètre a émis de 8,2 à 5 Ma surtout des trachytes, des phonolites et des comendites (BERRAHMA & HERNANDEZ 1985). Ces roches sont hyperalcalines avec 5 %, K_2O 6 % et 5,5 %, Na_2O 6 %. Deux types se rencontrent à proximité de la minéralisation : des pyroclastites à flammes jaunâtres caractéristiques des ignimbrites et des laves qui, macroscopiquement, ressemblent aux trachytes (K-benmoréïte) appelés sancyïte dans le mas-

sif des monts Dore. Cette similitude avait été relevée par GENTIL (1908) qui a, le premier, étudié le Siroua. Les analyses chimiques montrent que les laves ressemblant aux sancyïtes et les ignimbrites sont des comendites et des trachytes comenditiques.

Dans les pyroclastites, les filons noirs d'une dizaine de centimètres de puissance apparaissent en lames verticales en relief par suite de l'érosion différentielle. Ils sont constitués d'oxydes de manganèse à éclat mat à submétallique, ne tachant pas les doigts. Les roches encaissantes peuvent être imprégnées par des oxydes de manganèse à structure botryoïdale visible à l'œil nu. Dans certaines veines, les espaces entre les nodules d'oxydes de manganèse sont remplis d'hydroxydes de fer jaunes. Ceux-ci peuvent occuper toute la caisse filonienne.

Minéralogie

L'examen à l'aide des rayons X a été effectué sur la poudre provenant de la masse principale de la minéralisation formée par des oxydes noirs à structure botryoïdale. Les raies de diffraction à 0,694 nm; 0,490 nm; 0,311 nm; 0,214 nm; 0,184 nm et 0,154 nm caractérisent les minéraux appartenant à la série cryptomélane-hollandite.

En lumière réfléchie, les oxydes de manganèse se manifestent en botryoïdes blanches très faiblement anisotropes, enveloppées à la périphérie par une mince pellicule moins réfléchissante, grise, pratiquement amorphe (Fig. 2). L'analyse ponctuelle de ces pellicules (effectuée à l'aide de la microsonde CAMEBAX du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, énergie d'activation 15 kV, temps d'intégration 6 s, courant échantillon 10nA) indique une composition assez proche des complexes silico-ferriques amorphes (FRÖHLICH 1979). La teneur Fe_2O_3 varie entre

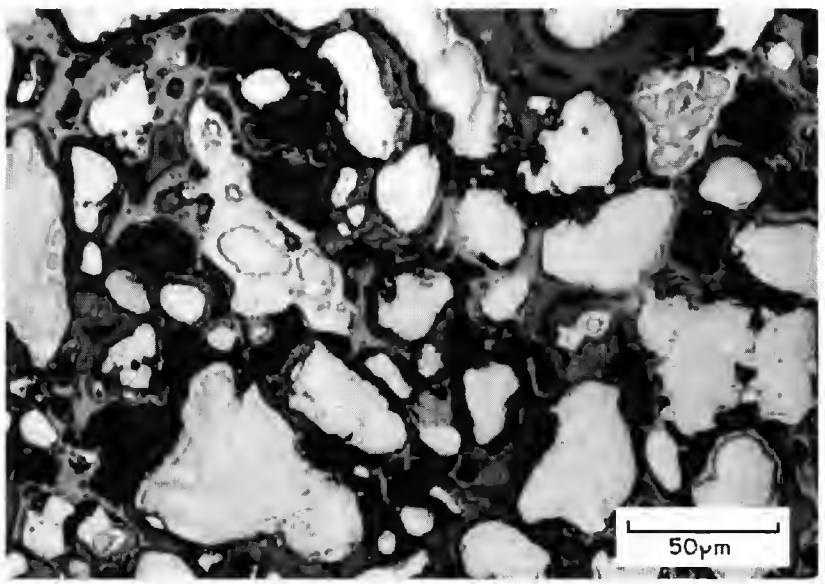


FIG. 2. — Concrétions de cryptomélane à structure botryoïdale (blanc) entourées d'une pellicule amorphe (gris sombre). Lumière réfléchie naturelle. Minéralisation d'Afszimmer.

55 % et 70 %, alors que la silice ne dépasse pas 20 % ; le manganèse et l'alumine peuvent quelquefois atteindre 2 %. Un spectre infrarouge effectué sur un prélèvement microscopique est identique à ceux des complexes silico-ferriques amorphes (Fig. 3). La largeur de la bande OH entre 3 500 et 3 600 cm^{-1}, ainsi que l'absence de vibration de réseau caractérisent ce spectre.

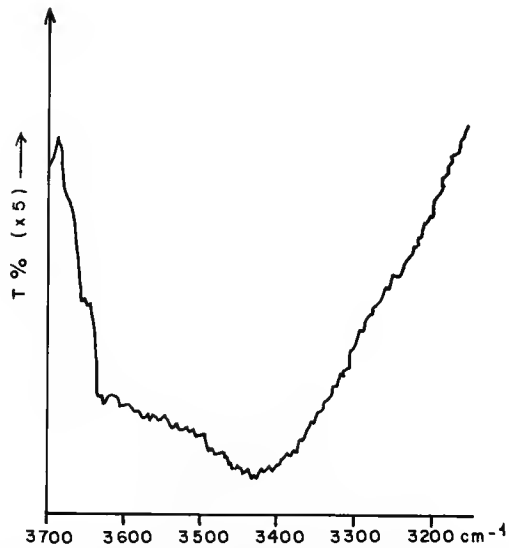


FIG. 3. — Le spectre infrarouge de la pellicule est similaire à ceux des complexes silico-ferriques amorphes. Afszimmer.

L'analyse ponctuelle (tableau 1) des botryoïdes blanches, en lumière réfléchie, met en évidence une composition chimique qui correspond au pôle potassique de la série cryptomélane-hollandite. On constate, en effet, la place prépondérante du K^+ qui se trouve dans les tunnels de sa structure, sa valeur dans la formule structurale étant très voisine de 1 (BYSTRÖM & BYSTRÖM 1950, 1951 ; FLEISCHER & RICHMOND 1943). Les analyses ponctuelles du tableau 1 représentent une coupe caractéristique des botryoïdes en partant de la périphérie vers la partie centrale. Ces oxydes de manganèse forment aussi des nodules subsphériques (Fig. 4) ou des concrétions dont la structure rappelle celle des constituants des nodules polymétalliques des fonds océaniques (Fig. 5). Leur composition chimique est identique à celle des botryoïdes précédentes et varie aussi très peu du centre à la périphérie.

Le microscope électronique à balayage met bien en évidence, dans les échantillons d'Afszimmer, des prismes à section quadratique caractéristiques de la cryptomélane (Fig. 6).

Détermination de la teneur en eau

En principe, la teneur en eau de la cryptomélane est faible, voire théoriquement nulle (MATHIESON & WADSLEY 1950 ; GIOVANOLI & PERSEIL 1987) mais dans les analyses publiées, les valeurs en H_2O peuvent atteindre 3 à 4 %.

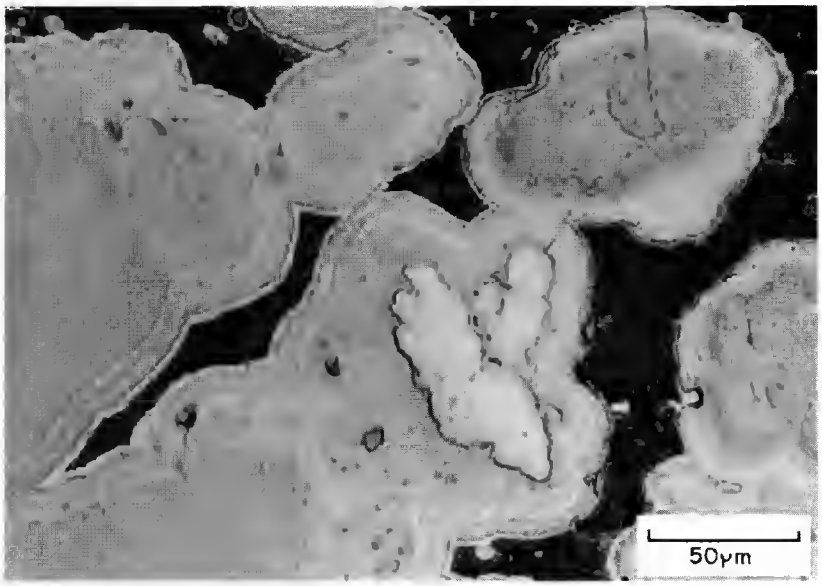


FIG. 4. — Concrétions subsphériques de cryptomélane. Lumière réfléchie naturelle. Afszimmer.

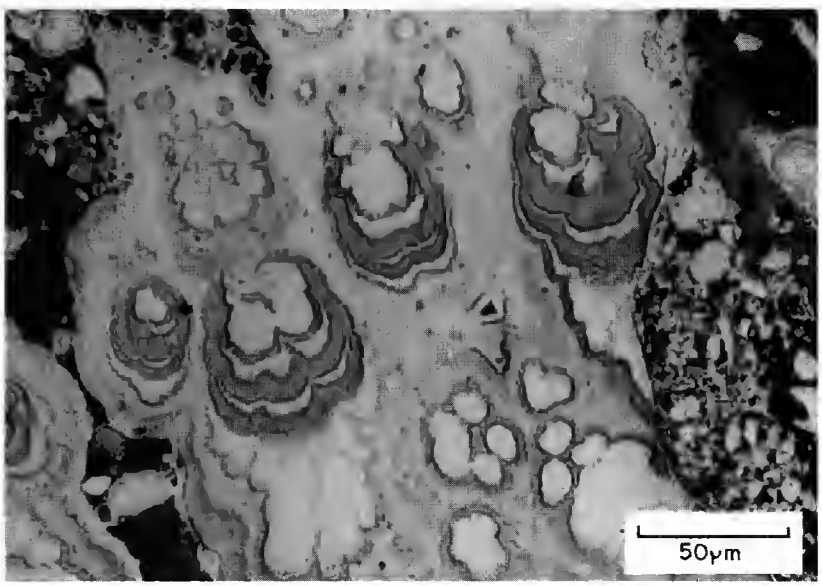


FIG. 5. — Concrétions de cryptomélane à structure collomorphe, comparable à celle des nodules polymétalliques marins. Lumière réfléchie naturelle. Afszimmer.

Vu l'homogénéité de la minéralisation d'Afszimmer et sa composition proche de la formule idéale de la cryptomélane, la détermination de l'eau a été effectuée sur la même poudre que celle analysée aux rayons X. Elle correspond donc essentiellement à la masse principale de la minéralisation.

La poudre, après une journée passée dans un dessicateur, a une teneur en H_2O de 1 % déterminée au tube de Penfield et par pesées en atmosphère anhydre. La perte en eau est totale dès 120 °C. Sa réabsorption se fait facilement.

Cette teneur est en accord avec les analyses ponctuelles (tableau 1). On peut souligner que le total des teneurs est plus faible à la périphérie des botryoïdes que vers le centre; il s'ensuit que la teneur en eau est plus faible dans la partie centrale qu'à la périphérie.

Dans la structure de la cryptomélane, l'eau trouve sa place dans les tunnels. Dans notre cas, les sites sont presque entièrement occupés par K^+, très accessoirement par Na^+ avec des traces de Ba^{2+} et Sr^{2+}. On peut donc suggérer que l'eau est en grande partie adsorbée sur les édifices cristallins.

TABLEAU 1. — Composition ponctuelle des botryoïdes d'Afszimmer 1 à 7 : de la périphérie au centre.

	1	2	3	4	5	6	7
MnO_2	85,92	89,71	89,83	89,16	98,61	90,47	90,96
Fe_2O_3	3,70	1,16	2,51	2,43	2,95	1,52	0,91
Al_2O_3	0,27	0,28	0,27	0,27	0,32	0,28	0,28
K_2O	5,87	6,16	5,78	5,94	5.86	6,04	5,88
Na_2O	0,20	0,18	0,13	0,14	0,22	0,25	0,09
BaO	0,45	0,00	0,39	0,00	0,21	0,09	0,23
PbO	0,21	0,15	0,27	0,27	0,13	0,13	0,30
SrO	0,25	0,24	0,12	0,14	0,23	0,18	0,39
Total	96,97	97,88	99,30	98,35	98,53	98,96	99,04
Mn^{4+}	7,30	7,57	7,45	7,36	7,40	7,53	7,60
Fe^{3+}	0,34	0,10	0,22	0,22	0,26	0,14	0,08
Al	0,03	0,04	0,03	0,00	0,04	0,00	0,04
Total	7,67	7,71	7,70	7,58	7,70	7,67	7,72
K^+	0,92	0,96	0,88	0,90	0,89	0,92	0,90
Na^+	0,04	0,04	0,02	0,03	0,05	0,05	0,02
Ba^{2+}	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01
Pb^{2+}	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Sr^{2+}	0,00	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00
Total	0,98	1,00	0,92	0,94	0,97	0,98	0,93

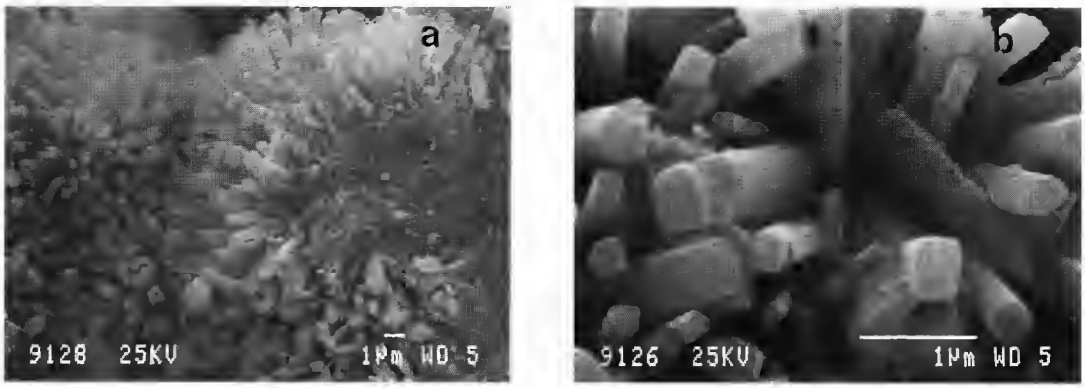


FIG. 6. — Faciès aciculaire, caractéristique de la cryptomélane d'Afszimmer. M.E.B. A, concrétions d'aiguilles de cryptomélane. B, vue agrandie de la morphologie de l'extrémité des aiguilles de cryptomélane.

MINÉRALISATIONS DES MONTS DORE

Dans la nappe externe de ponces des monts Dore, des filons d'oxydes de manganèse, semblables à ceux du Siroua mais moins puissants, ont été observés en plusieurs lieux (GUÉRIN 1975).

BROUSSE (1960) a, le premier, signalé un petit filon manganésifère dans la nappe de ponces sous le Puy Cornilhoux, près du hameau du Barry à Perpezat (Fig. 1b). Puissant seulement de quelques centimètres, ce filon d'oxydes noirs englobe de nombreux fragments ponceux. Les diffractogrammes de rayons X sont identiques à ceux de la cryptomélane d'Afszimmer.

Sous le microscope métallographique, apparaissent de grandes concrétions plus ou moins poreuses possédant des pouvoirs réflecteurs différents. Les analyses effectuées à la microsonde électronique du Muséum national d'Histoire naturelle (tableau 2) montrent que les concrétions les moins réfléchissantes sont à rapporter à de la cryptomélane pure avec : 6,5 % < K_2O < 6,8 % et 0,3 % < BaO < 0,5 %. D'autres sont un peu moins riches en potassium avec : 4,8 % < K_2O < 5,9 % et 0,2 % < BaO < 0,9 %. Les concrétions les plus réfléchissantes sont plus riches en baryum avec 3,3 % < BaO < 4,6 %.

La masse principale des filons qui existent dans le dôme rhyolitique de Voissière (commune de Chambon-sur-Lac) est aussi constituée de cryptomélane (Fig. 1c), mais la couche externe s'enrichit en baryum jusqu'à 12 % de BaO et seulement 2,4 % de K_2O. Des veinules qui les recoupent contiennent même 13,54 % de BaO (GUÉRIN & PERSEIL 1987) et seulement 0,46 % de K_2O (tableau 3).

En définitive, on peut considérer que les filons des monts Dore sont constitués principalement de cryptomélane associée à la hollandite pure qui contient 18,1 % de BaO si on adopte la formule $Ba\ Mn_8O_{16}$.

TABLEAU 2. — Composition ponctuelle des cryptomélane-hollandites du Barry 1 à 6 : concrétions de cryptomélane pure ; 7 à 12 : concrétions de cryptomélane riche en K ; 13 à 16 : concrétions très réfléchissantes.

	1	2	3	4	5	6
MnO_2	87,70	89,49	90,04	89,25	86,37	84,13
Fe_2O_3					1,13	
Al_2O_3	0,38	0,40	0,32	0,33	0,33	0,28
K_2O	6,53	6,44	6,64	6,52	6,88	6,53
Na_2O	0,21	0,81	0,15	0,22	0,11	0,12
BaO	0,38	0,56	0,31	0,53	0,29	0,46
MgO	0,10	0,03			0,03	
CaO	0,04	0,08	0,14	0,09	0,10	0,07
	7	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**
MnO_2	80,71	80,67	82,03	83,51	87,62	88,73
Fe_2O_3	0,90	0,68	0,02			
Al_2O_3	0,38	0,51	0,40	0,45	0,19	0,30
K_2O	5,34	4,78	5,15	4,90	5,93	5,74
Na_2O	0,12	0,15	0,20	0,14	0,19	0,22
BaO	0,79	0,89	0,35	0,63	0,16	0,40
MgO	0,18	0,25	0,22	0,24	0,12	0,13
CaO	0,36	0,54	0,39	0,51	0,32	0,28
	13	**14**	**15**	**16**		
MnO_2	69,87	76,21	77,80	75,80		
Fe_2O_3	0,10	0,24	0,31	0,29		
Al_2O_3	1,15	1,73	1,24	1,31		
K_2O	2,67	2,57	2,96	3,28		
Na_2O	0,13	0,15	0,30	0,17		
BaO	4,58	4,20	4,03	3,32		
MgO	0,43	0,39	0,41	0,44		
CaO	0,92	0,90	0,97	1,02		

CONDITIONS DE DÉPÔT

Les minéralisations d'Afszimmer sont contenues dans les ignimbrites et celles des monts Dore dans une nappe de ponces formée par des nuées ardentes. Le manganèse était donc dans ces formations lors de leurs épanchements en surface. Les dépôts ne sont pas dus à l'altération des minéraux car les feldspaths, le quartz et aussi le verre ne contiennent que très peu de manganèse et sont inaltérés (GUÉRIN 1982). Le manganèse s'est donc concentré dans les phases fluides des magmas rhyolitiques cristallisants (HOLLAND 1972 ; GUÉRIN 1979). Les premiers mi-

TABLEAU 3. — Composition ponctuelle des cryptomélane-hollandites de Voissière. 1 à 3 : masse principale ; 4 à 6 : couche externe ; 7 : veinule recoupant la masse.

	1	2	3	4	5	6	7
MnO_2	89,21	88,73	87,03	86,97	84,52	80,86	77,13
Fe_2O_3	0,01	0,01	0,02	0,12	0,02	0,28	0,14
Al_2O_3	0,47	0,41	0,45	0,88	0,55	1,33	0,85
K_2O	5,49	5,45	5,89	2,42	2,06	1,78	0,46
Na_2O	0,20	0,11	0,16	0,35	0,28	0,14	0,05
BaO	2,13	1,80	1,12	7,31	9,90	11,57	13,54
MgO	0,06	0,04	0,00	0,02	0,07	1,24	0,27
CaO	0,08	0,06	0,06	0,08	0,13	0,21	0,30

néraux de manganèse ont pu se former dès le dépôt de ces formations pyroclastiques, soit entre 400 et 275 °C (BARDINTZEFF 1985) pour les nuées ardentes et au-dessus de 535 °C pour les ignimbrites (BARDINTZEFF 1992).

Les surfaces où circulaient les gaz qui s'échappaient en fumerolles semblent être favorables aux dépôts métallifères. Dans le seul épanchement d'ignimbrites observé, ces fumerolles se maintiennent quelques années à des températures de l'ordre de 150 °C (BORDET *et al.* 1963).

Dans ce cas, la croissance de la minéralisation serait rapide. L'autocatalyse des cristallisations d'oxydes de manganèse, leur structure botryoïdale, traduisant la formation de cristaux très fins en couches successives, l'absence de métaux de transition Cu, Co, Ni (BONATTI *et al.* 1979) s'accordent bien avec un mécanisme de formation rapide de ces minéralisations.

L'environnement oxydant explique la formation d'oxydes de manganèse et éventuellement de fer. Les phases diverses de MnO_2, en particulier la pyrolusite devraient donc être trouvées. C'est bien ce qui a été observé dans certains filons comme ceux liés aux ignimbrites de Sardaigne (GUÉRIN 1982). Toutefois, les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite sont prépondérants dans ce type de gisement.

Les premières phases solides formées ayant disparu, on peut concevoir que MnO_2 a été transformé par les apports en K^+ et en Ba^{2+} en cryptomélane-hollandite. Les caractéristiques aussi de la structure de ces oxydes, représentées par la disposition des octaèdres MnO_6 en tunnels qui captent facilement ces deux cations et les retiennent fortement, facilitent la constitution d'une phase plus stable que la pyrolusite (PERSEIL & GIOVANOLI 1988).

Ces éléments qui ont une forte affinité pour les phases fluides d'un magma cristallisant se concentrent dans les gaz et les liquides des ignimbrites et des nuées ardentes. Comme le baryum a une plus forte affinité pour les phases fluides, les oxydes de manganèse s'enrichiront en baryum au fur et à mesure de la formation du dépôt. Ce comportement est en accord avec les conclusions de PERSEIL & GIOVANOLI (1988) qui suggèrent un remplacement des ions monovalents par des ions bivalents dans les termes intermédiaires de la série cryptomélane-hollandite.

CONCLUSION

Les minéralisations manganésifères et aussi ferrifères liées aux pyroclastites rhyolitiques proviennent de la cristallisation d'oxydes de métaux contenus dans les phases fluides de ces épanchements.

Le dépôt manganésifère a dû commencer dès la mise en place de ces formations, soit à partir de 535 °C pour les ignimbrites et 400 °C pour les nuées ardentes, mais principalement vers 300 °C compte tenu de la perte de chaleur après leur mise en place. Entretenu par autocatalyse, le dépôt de manganèse en couches successives a continué vers 150 °C lors de l'activité des fumerolles.

Le manganèse, déposé en premier, se transforme en cryptomélane dans un milieu riche en potassium mais, en même temps, ce milieu s'enrichit en baryum et la hollandite s'associe à la première phase.

Ce mécanisme de dépôt pourrait expliquer aussi la genèse des filons manganésifères des dômes rhyolitiques.

Cette origine rend aussi compte de l'épuisement en profondeur des « filons sans racine ».

BIBLIOGRAPHIE

BARDINTZEFF J. M., 1985. — Les nuées ardentes : pétrogenèse et volcanologie. Thèse Doctorat d'État en Sciences, Orsay, multigr. : 393 p.

— 1992. — *Volcanologie*. Masson ed., Paris.

BERRAHMA M. & HERNANDEZ J., 1985. — Nouvelles données sur le volcanisme trachytique hyperalcalin du volcan du Siroua (Anti-Atlas, Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris **304** : 1187-1190.

BONATTI E., KRAEMER T. & RIDELL H., 1972. — Classification and genesis of submarine iron-manganese deposits dans *Ferromanganese Deposits on the Ocean Floor*: 159-166. Horn (ed) National Science Foundation, Washington D. C.

BORDET P., MARINELLI G., MITTEMPERGHER M. & TAZIEFF H., 1963. — Contribution à l'étude volcanologique du Katmaï et de la vallée des dix mille fumées (Alaska). *Mémoire de la Société belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* **7** : 1-4.

BROUSSE R., 1960. — Description géologique du Massif volcanique du Mont-Dore. 2e *Thèse Doctorat d'État Sciences*, Paris, multigr. : 42-43.

BYSTROM A. & BYSTROM A. M., 1950. — The crystal structure of hollandite the related manganese oxide minerals and α MnO_2. *Acta Crystallographica* **3** : 146-154.

— 1951. — The position of the barium ions in hollandite. *Acta Crystallographica* **4** : 469.

FLEISCHER M., & RICHMOND W. E., 1943. — The manganese oxide minerals: a preliminary report. *Economical Geology* **38**: 269-286.

FROHLICH F., 1979. — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. Thèse Doctorat d'État Sciences, Paris.

GENTIL L., 1908. — Sur le volcan du Siroua (Anti-Atlas marocain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Paris **146** : 185-187.

GIOVANOLI R. & PERSEIL E. A., 1987. — La série isostructurale coronadite-cryptomélane-hollandite : critères d'identification des termes de cette série par rapport aux psilomélanes, intercroissances. *Actes 112e Congrès national des Sociétés savantes* Lyon 1987, Sciences **1** : 195-208.

GUÉRIN H., 1975. — Géochimie du manganèse dans les roches volcaniques du Mont-Dore (Auvergne). *Actes 95e Congrès national des Sociétés savantes* Reims 1970, Sciences **1** : 373-383.

— 1979. — Distribution du manganèse dans les séries volcaniques ; un guide de la genèse des gisements manganésifères volcanogènes. In *Origin and distribution of the elements*. Ahrens (ed) Pergamon Press, Oxford : 717-725.

— 1982. — Géochimie du manganèse dans le volcanisme aérien et gisements manganésifères associés. Thèse Doctorat d'État Sciences, Orsay, multigr. : 285 p.

GUÉRIN H. & PERSEIL E. A., 1987. — Nature des oxydes de manganèse liés au volcanisme acide. *Actes 112e Congrès national des Sociétés savantes* Lyon 1987, Sciences **1** : 131-137.

HOLLAND D., 1972. — Granites, solutions and base metal deposits. *Economical Geology* **91**: 281-301.

MATHIESON A. M. & WADSLEY A. D., 1950. — The crystal structure of cryptomelane. *American Mineralogist* **35** : 99-101.

PERSEIL E. A. & GIOVANOLI R., 1988. — Sur la variation de la composition ponctuelle des termes de la série isostructurale : cryptomélane-hollandite-coronadite et les conditions de gisement. *Schweizerische Mineralogische und Petrographie Mitteilungen* **68** : 113-123.

POUIT G., 1966. — Les indices de manganèse du Siroua. *Rapport Service d'Études des Gîtes Minéraux*, 938, Rabat, Maroc (inédit).

LOUIS-JEAN
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 92.53.17.00
Dépôt légal : 148 – Février 1996
Imprimé en France
Date de distribution : 29 Février 1996

Le fascicule n° 1-4 a été distribué le 1er septembre 1995.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C - Sciences de la Terre

À partir de 1993, les *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* ne paraissent plus en quatre séries séparées (A, B, C, D), mais en une seule série. Le nom de la revue devient *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (ISSN 1243-4442). La numérotation commence au tome 155.

164 **BROUTIN, J.** *et al.* 1995. La Flore fossile du bassin houiller de Saint-Étienne.

165 **MARSHALL, L.G., MUIZON Ch. de & SIGOGNEAU-RUSSELL D.,** 1995. *Pucadelphys andinus* (Marsupialia, Mammalia) from the Early Paleocene of the Santa Lucia Formation, Bolivia.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie. 4e série, **16**, 1994, section C, n° 1, 240 p.

VIIe Symposium International, Parc de Miguasha, Québec, Études sur les Vertébrés inférieurs. *Coordonné par Marius Arsenault, Hervé Lelièvre et Philippe Janvier,* 4e série, **17** (1-4), 1995, section C, 530 p., ca. 200 figures.

Vente en France

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS
DIFFUSION Delphine HENRY
57, rue Cuvier, 75005 Paris, FRANCE
Tél.: [33] (1) 40.79.37.00
Fax : [33] (1) 40.79.38.40
Internet http://www.mnhn.fr

Sales Office (France excluded)

UNIVERSAL BOOK SERVICES

Dr. W. BACKHUYS
P.O. BOX 321 2300 AH LEIDEN
THE NETHERLANDS
Tel.: [31] (71) 517 02 08
Fax : [31] (71) 517 18 56
Internet backhuys @ euronet.nl

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.